

**QUANTITATIVE ANALYSE DES ATEMAPPARATES
VON HAUSSPERLING, WELLENSITTICH UND VEILCHENOHR-
KOLIBRI**

INAUGURAL - DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

MARTINA BRIGITTE DUBACH
aus Luzern

Begutachtet von den Herren

Prof. Dr. V. Ziswiler

Zoologisches Museum der Universität Zürich

Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker

Zentrum für Anatomie und Cytobiologie der
Justus-Liebig-Universität Gießen

aku-Fotodruck

Zürich

1980

1981



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507218_0040

QUANTITATIVE ANALYSE DES ATEMAPPARATES
VON HAUSSPERLING, WELLENSITTICH UND VEILCHENOHR-
KOLIBRI

INAUGURAL - DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von

MARTINA BRIGITTE DUBACH
aus Luzern

Begutachtet von den Herren

Prof. Dr. V. Ziswiler

Zoologisches Museum der Universität Zürich

Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker

Zentrum für Anatomie und Cytobiologie der
Justus-Liebig-Universität Gießen

aku-Fotodruck

Zürich

1980



Quantitative Analyse des Atemapparates von Haussperling, Wellensittich
und Veilchenohrkolibri

Einleitung	1
Material und Methode	7
Versuchstiere	7
Frischgewichte	7
Ausgüsse	8
Lungenscheiben	10
Histologie	10
Absolute Parabronchialabmessungen	11
Elektronenmikroskopische Auswertung	12
Relative Volumenanteile	13
Austauschoberflächen	14
Schränkendicke	14
Resultate	17
Frischgewichte	17
Volumenbestimmung der Silikon-Kautschukausgüsse	20
Volumetrischer Aufbau der Lungen	24
Volumetrischer Aufbau des parabronchialen Gewebes	25
Volumetrischer Aufbau des respiratorischen Gewebes	28
Austauschoberflächen von Blut- und Luftkapillaren	30
Schränkendicke und Diffusionskapazität	32
Diskussion	34
Gesamtkörpergewichte	36
Flugmuskulatur	37
Herz	39
Lunge	41
Ausgüsse	41
Volumetrischer Aufbau der Lungen	50
Volumina der luftführenden Strukturen	51
Blutvolumen der Lunge	58
Austauschoberfläche	62
Vergleich Vögel - Säuger	71

Zusammenfassung	79
Literaturverzeichnis	81
Tabellen	91
Abbildungslegenden	123
Abbildungen	127
Lebenslauf	143

Einleitung

Vögel und Säugetiere gelten als die am höchsten entwickelten Vertebraten. Diese beiden Wirbeltierklassen evoluierten die Fähigkeit zur Erhaltung einer hohen, konstanten Körpertemperatur. Sie sind als endotherme Formen alle durch hohe Stoffwechselraten gekennzeichnet. Die Homoiothermie bietet ihren Vertretern einen sehr viel ausgedehnteren Aktionsradius und eröffnet ihnen, bei ausreichender Futtermenge, weite ökologische Bereiche recht unabhängig von Klima und Struktur der Biotope. Ihr Hauptproblem besteht in der Kompensation des Wärmeverlustes, der zu zwei Drittel in Form von Ausstrahlung über die Körperoberfläche erfolgt. Kleine Tiere werden dazu wesentlich mehr Energie aufwenden müssen als große, da die Körperoberfläche nur analog der zweiten Potenz der Körperlänge abnimmt, während die durch Stoffwechsel Wärme erzeugende Körpermasse mit der dritten Potenz der Körperlänge vermindert wird. Nach Daten von Lasiewski und Lasiewski (1967), Lasiewski und Dawson (1967) besitzen gleichgroße Vögel und Säuger in Ruhe unter gleichen Umweltsbedingungen einen sehr ähnlichen Basalstoffwechsel. Auch weitere physiologische Grundparameter sind für beide Klassen sehr ähnlich. So geben Lutz et al. (1974) eine vergleichbare Sauerstoffaffinität des Blutes bei Vögeln und Säugern an, Lasiewski und Calder (1971) belegen pro Körpermasse gleiche Schlagvolumina. Bei Höchstleistung unterscheiden sich Vögel und Säuger aber deutlich. Wir wissen aus vergleichend-physiologischen Messungen (Berger und Hart, 1972; Pasquis, 1970; Tucker, 1968 b; Scheid et al., 1978), daß ein Säuger seinen Ruhestoffwechsel bei extremer Leistung maximal auf das 6 - 7-fache steigern kann. Physiologische Daten von fliegenden Vögeln belegen jedoch einen bis 20-fachen Ruhestoffwechsel. Solche, oft langzeitigen, Höchstleistungen, besonders der Flug, der bei einigen

Arten Höhen bis zu 9000 m erreicht (Swan, 1970; Martens, 1971; Groebbels, 1932), sind charakteristisch und einzigartig für die Vögel.

Die Vogellunge ist das leistungsfähigste Atmungsorgan, das in der Wirbeltierreihe entwickelt wurde wie physiologische Messungen (Zeuthen, 1942; Scheid, 1968; Tucker, 1968) ergaben. Das zeigt sich auch in dem grundsätzlich vom Säuger verschiedenen Bau des Atemapparates der Vögel. Sie besitzen keinen in Alveolen blind endigenden, reich aufgespaltenen Bronchialbaum, sondern lange, parallel angeordnete Parabronchien, die zu beiden Enden über Sekundärbronchien an den Hauptbronchus angeschlossen sind. Die Wand der Parabronchien besteht aus einem 200 - 500 μm dicken Mantel eng radiär angeordneter Blutkapillaren, um die herum Luftkapillaren ein Maschenwerk bilden. Die Luftkapillaren besitzen je nach Art nur einen Durchmesser von 3 - 10 μm , sie sind damit um mindestens eine Zehnerpotenz kleiner als die Alveolen vergleichbarer Säuger und bewirken dadurch eine enorme Vergrößerung der Austauschoberfläche in dem Blut-Luft-Kapillarmaschenwerk. Die Gewebsschranke für die Diffusion von der Luft in das Blut, die vom Endothel der Blutkapillaren, dem bindegewebigen Interstitium und dem Epithel der Luftkapillaren gebildet wird, ist sehr viel dünner als bei Säugern ausgebildet. Sie gewährleistet damit eine besonders große Diffusionskapazität der Vogellunge zusammen mit der großen Austauschoberfläche.

Die Parabronchien entspringen von den an der ventralen Oberfläche der Lunge verlaufenden Serie der Sekundärbronchien, den Ventrobronchien, ebenso wie von den an der dorsolateralen Oberfläche sich aufzweigenden Dorsobronchien, um sich in einer mittleren Ebene zu langen Röhren zu verbinden. Hauptbronchus, Sekundärbronchien und diese Parabronchien

bilden die Palaeopulmo (Duncker, 1971 b), die volumenkonstant im Cavum pleurae allseitig verwachsen ist, das nach ventral durch das straffe horizontale Septum abgegrenzt wird. Unter und hinter dem Cavum pleurae liegen, zwischen Körperwand und den Eingeweiden, die Luftsäcke. Sie werden durch die Atembewegungen in ihrem Volumen verändert und ventilieren als Blasebälge das weitgehend starre Röhrensystem der Lunge. Die vorderen Luftsäcke, die paarigen cervicalen, der unpaare claviculare und die paarigen vorderen thoracalen, sind stets an die Ventrobronchien angeschlossen, während die hinteren Luftsäcke, die paarigen hinteren thoracalen und die paarigen abdominalen, über einen großen Laterobronchus oder direkt stets an den hinteren Hauptbronchus angeschlossen sind. Bei den meisten Vögeln ist zwischen Hauptbronchus und den hinteren Luftsäcken durch ein Netzwerk von Parabronchien eine zusätzliche Verbindung entwickelt, die Neopulmo (Duncker, 1971), die bei Hühner- und Singvögeln beträchtliche Größe erreicht und den Anschluß des abdominalen Luftsackes ganz übernimmt.

In den Parabronchien der Palaeopulmo besteht nach physiologischen Untersuchungen von Hazelhoff (1951), Bretz und Schmidt-Nielsen (1971, 1972), Bouverot und Dejours (1971), Scheid und Piiper (1971), Slama, Scheid und Piiper (1972) sowohl bei der Inspiration wie bei der Expiration eine gleichgerichtete Luftströmung, und zwar stets von den Dorso- zu den Ventrobronchien. Dagegen wechselt in der Neopulmo die Richtung des Luftstroms mit den Atemphasen. In den Alveolen der Säugerlunge kann sich das Blut stets nur mit Mischluft austauschen, während es in der Vogel- lunge in den Anfangsabschnitten der Parabronchien mit Frischluft im Austausch steht. Dieser 'Kreuzstromaustausch' in den Parabronchien der Vögel ergibt einen niedrigeren P_{CO_2} im arteriellen Blut als in der aus-

geatmeten Luft, unter hypoxischen Bedingungen, so beim Flug in mehr als 2500 m Höhe, auch einen höheren P_{O_2} (Zeuthen, 1942; Scheid und Piiper, 1970; Scheid und Piiper, 1972).

Der Aufbau des Atemapparates der Vögel ist qualitativ grundsätzlich geklärt (Duncker, 1970, 1971 a, b, 1972, 1974, 1978). Seine funktionelle Leistungsfähigkeit vermögen jedoch nur morphometrische Untersuchungen abzuschätzen, insbesondere wo es sich um strukturell bedingte Unterschiede zwischen verschiedenen Arten handelt. Quantitative Daten waren bis anfangs der 70-iger Jahre nur äußerst spärlich vorhanden und in der Literatur verstreut. Eine Abschätzung funktionell wichtiger Komponenten bei verschiedenen Arten war mit ihnen nicht möglich. Groebbels (1932) nennt Daten über Gewichte, Volumina und prozentuale Anteile von Blut, Gewebe und Luft der Lungen einiger Arten. Größen der Austauschoberfläche der Lungen von Haustaube und Kolibri nennen Marcus (1928) und Stanislaus (1937). Die Ergebnisse sind aber heute aus methodischen Gründen nicht mehr haltbar. Maximale Volumina des Lungen-Luftsacksystems bei Vögeln hat King (1966) in seiner Review zusammengefaßt. Diese Angaben sind jedoch nicht vergleichbar, da den einzelnen Untersuchungen unterschiedliche Methoden zugrunde liegen. Deshalb ist es das Ziel einer ganzen Reihe von Arbeiten (Fromm, 1972; Otten, 1973; Bialas, 1976; Leyhe, 1977), die Breite der funktionellen Differenzierung des Atemapparates der Vögel vergleichend morphometrisch zu erfassen. Um die Beziehung zwischen Struktur und Funktion besser zu verstehen, wurden Formen verschiedener systematischer Zugehörigkeit, unterschiedlichen Flugvermögens und extremer Körpergröße ausgewählt.

In der vorliegenden Arbeit sollen drei Kleinvögel: Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri, morphometrisch behandelt werden. Der Haussperling ist ein weltweit verbreiteter, ausgesprochener Kulturfolger, der als vorwiegend am Boden lebender Standvogel meist nur kurze Flüge unternimmt. Dagegen ist der extrem nomadisch, in Abhängigkeit von Wasser und Gramineen, lebende Wellensittich, der in weiten Gebieten Australiens vorkommt, ein ausgezeichneter Flieger. Die jedoch aktivsten und am meisten Energie verbrauchenden Flieger sind mit Abstand die Kolibris, deren zum Teil langzeitiger Schwirrflug ihre Leistungskapazität charakterisiert.

Die Volumina der Lungen, der Luftsäcke und der pneumatischen Räume, die relativen Volumenanteile der drei Hauptkomponenten der Lunge - Luft, Blut und Gewebe -, sowie die Größe der Austauschoberfläche der Blut- und der Luftkapillaren, die Dicke der Blut-Luft-Schranke und die sich daraus ergebende morphologische Diffusionskapazität der Vogellunge sollen bestimmt werden. Die gewonnenen Werte, bezogen auf das Körpergewicht und die Masse bestimmter Organe, werden interspezifisch verglichen um die Leistungsfähigkeit der drei Formen quantitativ abzuschätzen. Für diese Messungen wurden dieselben morphometrischen Verfahren angewandt, wie sie Weibel (1963, 1970, 1970/71) und Weibel und Elias (1967) für die Untersuchungen an Säugerlungen entwickelt haben. Dadurch war es möglich, die der Vogellunge eigenen Konstruktionscharakteristika auch in ihren funktionellen Parametern gegenüber der Säugerlunge abzugrenzen und die Höchstleistungen, die Vögel erbringen können, besser verständlich zu machen.

1975 wurde vom International Comitee on Avian Anatomical Nomenclature die verbindlichen Bezeichnungen der Strukturen des Atemapparates festgelegt, denen hier gefolgt wird. Nur für die Benennung der Sekundärbronchien wird in Anlehnung an Duncker (1971 b, im Druck) statt 'Bronchi medioventrales' Ventrobronchien, statt 'Bronchi mediodorsales' Dorsobronchien und statt 'Bronchi lateroventrales' Laterobronchien verwandt.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker (Gießen) für die großzügige Bereitstellung fast des gesamten Materials, für die Einführung in die Injektionstechnik sowie vor allem für die konstruktive Kritik und die zahlreichen Anstöße zu funktionellem Verständnis und komplexem Denken, Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler für die Leitung der Arbeit in Zürich und dem technischen Personal in Gießen für die stets freundliche Hilfsbereitschaft sehr herzlich danken.

Material und Methoden

Versuchstiere

Zur Ermittlung der Gesamtgewichte, der Frischgewichte einiger Organe, zur Herstellung von Ausgüssen des Lungen-Luftsacksystems, sowie für die in situ Fixation der Lungen für die Anfertigung von Lungenscheiben, von histologischen und elektronenmikroskopischen Präparaten wurden insgesamt 52 Exemplare des Wellensittichs, *Melopsittacus undulatus* (Shaw 1805), 47 Exemplare des Haussperlings, *Passer domesticus* L. 1758 und 26 Exemplare des Veilchenohrkolibris, *Colibri coruscans* (Gould 1846) verarbeitet. Die Wellensittiche entstammten zum Teil einer Zucht aus Hamburg, zum Teil kamen sie von einer Zucht aus dem hessischen Raum. Die meisten Tiere besaßen sehr reiches Subcutan- und Eingeweidefett. Die Haussperlinge gehörten einer Gießener Landpopulation an. Die Exemplare für die Ausgüsse stammten aus einer Wildpopulation von Esslingen (Schweiz). Die Veilchenohrkolibris waren Wildfänge aus Südamerika, die aus dem Tierhandel bezogen wurden und bis zur Verarbeitung in großen Flugräumen gehalten wurden. Bei sämtlichen Versuchstieren handelt es sich um adulte Exemplare.

Frischgewichte

Zur Gewinnung des Gesamtkörpergewichtes und der Organfrischgewichte wurden 16 Haussperlinge, 19 Wellensittiche und 12 Veilchenohrkolibris durch intravenöse Injektion von 0.6 % Pentobarbital (Nembutal) getötet, anschließend gewogen und präparatorisch zerlegt. Um Gewichtsveränderungen durch Eintrocknung während der Präparation zu vermeiden, wurden die Tiere mit feuchten Lappen abgedeckt.

Bestimmt wurde das Gesamtkörpergewicht, das Restkörpergewicht, Klatt (1928) (= Gewicht von Skelet, gesamter Muskulatur, Gehirn, Rückenmark und Sinnesorgane ohne Haut, Fett und Eingeweide). Dann wurden die Gewichte von Flugmuskulatur (Mm. pectoralis und supracoracoideus) und von Herz und Lungen im entbluteten Zustand bestimmt. Dazu wurden Atrien und Ventrikel des Herzen eröffnet, die großen Lungengefäße wurden durch leichtes Komprimieren vom Restblut befreit. Beim Veilchenohrkolibri wurde das Lungengewicht indirekt aus dem Lungenvolumen ermittelt unter Berücksichtigung der relativen Anteile von Blut, Gewebe und Luft und derer spezifischen Gewichte, da bei der begrenzten Anzahl der Tiere diese Lungen in situ für histologische Untersuchungen fixiert werden mußten. Ferner wurde das Gewicht der Federn und das von Haut und Subcutanfett bestimmt.

Ausgüsse

16 Haussperlinge, 12 Wellensittiche und 13 Veilchenohrkolibris dienten zur Volumenmessung des Lungen-Luftsacksystems. Das Volumen in situ fixierter Lungen kann wegen der Luftsackostien nicht mit der herkömmlichen Tauchmethode bestimmt werden. Sie ist ebenfalls für die Bestimmung der Luftsackvolumina ungeeignet, da die dünnen, mit der Körperwand verwachsenen Wandungen der Luftsäcke nicht unverletzt zu präparieren sind. Zu ihrer Darstellung wurden verschiedene Injektionstechniken unter Verwendung einer Vielzahl von Injektionssubstanzen entwickelt (Stanislaus, 1937; Baroke, 1942; Tompsett, 1957; Akester, 1960; King und Payne, 1962), von denen sich für morphometrische Fragestellungen das Ausgießen mit Silikonkautschuk (Duncker, Haufe und Schlüter, 1964 a, b) am geeignetsten erwies, da bei der Vernetzung eine Schrumpfung von weniger als

0.5 % auftritt. Damit ist eine zuverlässige Volumenbestimmung möglich. Die Injektion mit dem dünnflüssigen Silikonkautschuk erfolgte, nachdem die Luft aus dem Respirationstrakt über die Trachea bis auf 20 Torr in einem gleichzeitig evakuierten Behälter ausgepumpt war.

Um eine möglichst vollständige Füllung des Luftsacksystems und der Lungen mit ihren bei Kleinvögeln sehr engen Parabronchien zu erzielen, wurden die Tiere in Rückenlage injiziert. Die Füllung der Abdominalsäcke war bei den Kolibris meist sehr unvollständig. Eine Injektion einiger Exemplare in Bauchlage, in der die Eingeweide nicht die Ostien zu den Abdominalsäcken verlegen konnten, ergab keine vollständigeren Ausgüsse. Die Ostien der abdominalen Luftsäcke sind wohl so eng, daß die Fließgeschwindigkeit des Silikonkautschuks zu einer vollständigen Füllung nicht ausreicht. Die Injektion wurde beendet, wenn die Bauchdecken gut angespannt waren. Dann war regelmäßig das Lungen-Luftsacksystem optimal bis maximal gefüllt.

Die polymerisierten Injektionspräparate wurden aus dem Skelet herauspräpariert und in ihre Einzelkomponenten zerlegt. Es wurden die Volumina der Trachea, einschließlich extrapulmonaler Hauptbronchien, der beiden Lungen und jedes Luftsacks bestimmt. Damit die Meßflüssigkeit nicht in die bei der Lunge vorher von Gewebe und Gefäßen eingenommenen Räume eindringen konnte, wurden die Lungenausgüsse mit einer dünnen Schicht Präparierlack überzogen. Die Volumina der pneumatischen Räume in den Knochen wurden nach Mazeration des Skelets in 30 % technischer Salzsäure gemessen.

Da die Zusammensetzung des Kautschuks an Füllstoff und Farbe durch Sedimentation schwankte und damit sein spezifisches Gewicht bei den einzelnen Injektionen variierte, wurden die Volumina der Ausgüsse direkt nach der Methode von Scherle (1970) bestimmt. Die Gewichtszunahme der Immersionsflüssigkeit, in der das Objekt untergetaucht hängt, entspricht seinem Volumen.

Lungenscheiben

Für den nächsten Meßschritt wurden die Lungen von 4 Haussperlingen, 4 Wellensittichen und 5 Veilchenohrkolibris in situ mit Glutaraldehyd und unmittelbar anschließend mit Bouin durch Instillation fixiert und sorgfältig ohne Kompression aus dem Thorax herauspräpariert. Sie wurden dann mit einer scharfen Skalpellklinge in gleichmäßig dicke, ca. 1 mm starke Scheiben geschnitten. Mit Hilfe eines ins Okular des Stereomikroskopes eingelegten Punktrasters wurden nach dem Punktzählverfahren (Hennig, 1958; Weibel, 1963; Weibel und Elias, 1967) die relativen Volumenanteile der Primär- und Sekundärbronchien einschließlich der beim Wellensittich an der Lungenoberfläche vorhandenen lufthaltigen Bläschen, die Anteile der Parabronchien und die Anteile der großen Gefäße bestimmt. Die Vergrößerung wurde bei der Auswertung so gewählt, daß die Lungenscheibe ganz vom Rasterfeld bedeckt wurde.

Histologie

Relative Volumenanteile der Parabronchialregion

Um die relativen Volumenanteile der Lumina und Atrien, des respiratorischen Gewebes und der größeren Gefäße der Parabronchialregion morpho-

metrisch auswerten zu können, wurden die Lungen von 5 Haussperlingen, 5 Wellensittichen und 3 Veilchenohrkolibris wie oben beschrieben in situ fixiert und herauspräpariert. Die Lungen wurden für die histologische Verarbeitung zu Schnittserien (Paraffintechnik) in vier Regionen aufgeteilt: vordere, mittlere, hintere Palaeopulmo und Neopulmo. Die sehr kleinen Lungen der Kolibris wurden in toto in Serie geschnitten und in drei, in ihrer Ausdehnung gleichgroße Abschnitte unterteilt: vordere, mittlere und hintere Lunge. Zur Differenzierung der Gewebskomponenten wurden die 7 - 8 μ m dicken Schnitte mit Hämalaun-Eosin gefärbt.

Auf den eingedeckten Präparaten wurden die Regionen, die nur aus Parabronchien aufgebaut sind, mit Tusche gegen große Gefäße und Sekundärbronchien abgegrenzt. Diese Regionen wurden mit Hilfe eines Integrationsokulars mit quadratischem Punktraster (Zeiss) unter dem Mikroskop ausgezählt. Durch Kalkulation nach einer empirischen Formel (Duncker, mündl.) hat sich gezeigt, daß etwa 7500 Punkte je Lungenregion und untersuchtem Individuum auszuzählen sind. Dieser hohe Wert beruht auf dem relativ kleinen prozentualen Anteil der größeren Blutgefäße.

Absolute Parabronchialabmessungen

Zur Gewinnung der physiologisch wichtigen Durchmesser des Lumens und der Wandstücke der Parabronchien wurden Messungen an den in situ Glutaraldehyd fixierten Lungenscheiben und an den histologischen Präparaten durchgeführt. Dazu wurden mehrere Ausschnitte von Parabronchialquerschnitten von Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri ausgewählt, mit dem Tessovar (Zeiss) aufgenommen und Papierabzüge mit einer Endvergrößerung von 68 x angefertigt. Bei den hier un-

tersuchten drei Arten fehlen die bindegewebigen Septen zwischen den einzelnen Parabronchien, so daß eine exakte Abgrenzung der Einheiten gegeneinander nicht möglich ist. So wurde der Gesamtdurchmesser der Parabronchien als Abstand der Lumenmitte aneinandergrenzender Parabronchien gemessen. Auf dieser Verbindungslinie wurde auch die mittlere Manteldicke bestimmt.

Elektronenmikroskopische Auswertung

Die relativen Volumenanteile des respiratorischen Blut-Luft-Kapillarnetzes und die Größe seiner Austauschoberfläche sowie die Dicke der Gewebsschranke zwischen Luft und Blut wurden an elektronenmikroskopischen Aufnahmen gemessen. Das Gewebe wurde mit zwei verschiedenen Fixierungen gewonnen, deren Einfluß auf die morphometrischen Ergebnisse geprüft wurde.

- 1) Je drei Lungen von je drei Individuen der untersuchten Arten wurden in situ mit 6 % gepuffertem Glutaraldehyd (pH 7.4) via Trachea durch Instillation fixiert. Aus den je 4 Regionen der herauspräparierten Lungen wurden eine größere Zahl von Gewebsstücken aus dem Blut-Luft-Kapillarnetz von 1 - 2 mm Kantenlänge entnommen. Die Blöckchen wurden in 1 % gepuffertem OsO_4 nachfixiert, in aufsteigender Alkoholreihe entwässert und in Epon eingebettet. Davon wurden nach Zufälligkeit Gesichtspunkten je Region je Lunge mindestens 3 Blöcke ausgewählt.
- 2) Da für morphometrische Fragestellungen eine Fixation unter vitalen osmotischen Bedingungen gefordert wird, um Schrumpfungen und/oder Schwellungen des Gewebes durch das Arbeiten in isotonischem Milieu auf ein absolutes Minimum zu reduzieren sind, wurden zum Vergleich

drei Wellensittichlungen nach Mathieu et al. (1978) und Gehr (mündl.) behandelt. Dafür wurde eine Fixierung bei Isotonie von ca. 320mOsm (Sturkie, 1953) durchgeführt. Alle Lösungen wurden vor der Verwendung mit dem Osmometer kontrolliert und eventuell durch Zusatz von Saccharose auf den erforderlichen Wert gebracht. Entwässerung und Einbettung unterschieden sich nicht von 1).

Von den Blöckchen wurden Semidünnschnitte hergestellt und mit Toluidinblau gefärbt. An diesen Schnitten wurden Regionen nur aus Blut- und Luftkapillaren ausgewählt und ultradünn geschnitten (ca. 100 nm). Diese Schnitte wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat nach Reynolds kontrastiert. Von zufällig ausgewählten Gewebsschnitten wurden am Philips-EM 201 bei 80 kV Bilder bei einer Primärvergrößerung von 1800 x aufgenommen. Die Auswertung mit Hilfe von Integrationsrastern erfolgte an Papierabzügen.

Relative Volumenanteile

Das respiratorische Gewebe des Blut-Luftkapillarmantels der Parabronchien läßt sich in die drei Komponenten Blut, Gewebe und Luft aufgliedern. Ihre prozentualen Anteile konnten mittels eines auf Plexiglasplatte aufgebrachten Punktrasters an den elektronenmikroskopischen Aufnahmen bei Endvergrößerungen von ca. 3300 x bestimmt werden, wobei für jede Aufnahmeserie die Vergrößerung exakt bestimmt wurde. Ergänzend wurde auch der prozentuale Anteil der Erythrocyten am Blutkapillarlumen gemessen.

Die absoluten Werte für die drei Komponenten Blut, Gewebe und Luft wurden dann auf der Basis der Volumina der Lungenausgüsse aus den

relativen Anteilen der drei Meßschritte an den Lungenscheiben, am parabronchialen Gewebe und am Blut-Luftkapillarnetz berechnet.

Austauschoberfläche

Die Oberfläche der Luftkapillaren und der Blutkapillaren wurde in einem weiteren Schritt an denselben Aufnahmen, die für die Auswertung der relativen Volumenanteile verwandt worden waren, mit einem auf Plexiglas geprägten Linienraster bestimmt. Nach dem Prinzip der 'mean chord length' (Tomkeieff, 1945; Hennig, 1956) kann über die Bestimmung der Anzahl Schnittpunkte der Testlinie mit den Wandungen der Luftkapillaren einerseits und der Blutkapillaren andererseits die Oberfläche jeder Komponente errechnet werden. Dabei wurde zwischen totaler Oberfläche, das ist die gesamte Oberfläche der Luft- und Blutkapillaren, und effektiver Austauschoberfläche unterschieden. Regelmäßig grenzen in dem Blut-Luft-Kapillarennetzwerk auch Luft- und Blutkapillaren und Blut- an Blutkapillaren. Diese Bereiche sind am Gasaustausch nicht beteiligt und wurden deshalb in die Bestimmung der effektiven Austauschoberfläche nicht miteinbezogen. Die Oberfläche der Erythrocyten wurde ebenfalls mit der 'mean chord length'-Methode ermittelt.

Schrankendicke

Die Diffusionskapazität, der wichtige Parameter für die Leistungsfähigkeit der Lunge, beruht strukturell außer auf der Größe der Austauschoberfläche auf dem Diffusionswiderstand, den die Blut-Luft-Schranke den Gasen entgegensetzt. Diese Diffusionsbarriere besteht aus vier Schichten: 1) aus dem 'surpellic film', 2) aus dem eigentli-

chen Gewebe aus Epithel, Interstitium und Endothel, 3) aus dem Plasma zwischen Erythrocyt und Endothel und 4) aus den Erythrocyten selber. In dieser Arbeit wurden nur die Punkte 2) und 3) berücksichtigt, da bei der Fixation durch Instillation der 'surpellic film' zerstört wird und für die Berechnung der O_2 -Diffusion im Erythrocyten physiologische Konstanten für die Vögel noch ausstehen.

Für diese Messungen wurde bei einer Endvergrößerung der Bilder von 14400 x sowohl die mittlere Dicke der Gewebsschranke τ_t , als auch das harmonische Mittel des Gewebes τ_{ht} und der Plasmaschicht τ_{hpl} errechnet. τ_{ht} und τ_{hpl} sind beide dem Diffusionswiderstand direkt proportional und gestatten die Gewichtung der für die Diffusion wichtigen dünnen Schrankenbereiche.

τ_t kann einerseits nach dem Integrationsverfahren, dem ein reguläres, hexagonales Grid zugrunde liegt (Weibel und Knight, 1964), direkt an den elektronenmikroskopischen Aufnahmen bestimmt werden oder nach Weibel (1963) durch das Verhältnis von Volumen zu Oberfläche des Gewebes geschätzt werden.

Für die Bestimmung von τ_{ht} und τ_{hpl} wurden drei verschiedene Methoden vergleichend getestet:

1) Es wurden τ_{ht} und τ_{hpl} mittels eines Linienrasters bestimmt, bei dem die auf das Gewebe, resp. Plasma fallenden Linienabschnitte mit einem logarithmischen Maßstab (Weibel, 1970/71) gemessen wurden.

Daneben wurden zwei lineare Verfahren angewandt, die sich nur im Grad der Genauigkeit beim Meßvorgang unterscheiden:

2) Es wurde ein Maßstab mit Millimetereinteilung verwandt,

3) Es wurde das sehr zeitsparende MOP (MOP AM 02, Kontron) mit einer Meßgenauigkeit von 0.1 mm eingesetzt.

Bei der Verwendung desselben Linienrasters wie unter 1), konnten die Längen der interessierenden Linienabschnitte durch Antippen ihrer Endpunkte errechnet werden und ht und hpl mittels angeschlossenen Programm gewonnen werden.

Durch Verrechnung von Austauschoberfläche und harmonischem Mittel der Dicke der einzelnen Schichten ist es nach dem Modell von Weibel (1970/71) möglich, die morphologische Membrandiffusionskapazität der Lunge zu bestimmen. Die für die Berechnung notwendigen physikalischen Koeffizienten wurden von den Säugern übernommen, da Angaben für Vögel nicht vorliegen:

$$K_{to_2} = 3.3 \times 10^{-8} \text{ cm}^2 / \text{min mm Hg} \text{ für die Gewebskomponente und}$$
$$3.2 \times 10^{-8} < K_{pO_2} < 4.3 \times 10^{-8} \text{ cm}^2 / \text{min mm Hg für die Plasmakomponente.}$$

Die Auswertung des Zahlenmaterials erfolgte durch Berechnung von Mittelwert ($\bar{X}$) und Standardabweichung (S). Zur Feststellung von Unterschieden wurde der parameterfreie Wilcoxon-Mann-Whitney-Test (Conover, 1971) benutzt. Außerdem wurden für die Abschätzungen der Beziehungen zwischen Körpergewicht und einigen Organgewichten die Regressionsgeraden (auf doppelt logarithmischer Basis) und die Korrelationskoeffizienten ermittelt (Sachs, 1974).

Resultate

Frischgewichte

Die Frischgewichte der einzelnen Organe, die bei der Präparation gewonnen wurden, sind in den Tabellen 1 - 3 zusammengestellt. Für die Gesamtkörpergewichtsbestimmungen standen auch die Gesamtgewichte der Tiere zur Verfügung, die für die Herstellung von Ausgüssen, Lungenscheiben und für die histologische Untersuchung benötigt wurden. Diese Werte wurden gesondert nach den drei Sparten: Frischgewichte (Tab. 1 - 3), Ausgüsse (Tab. 4) sowie Lungenscheiben und Histologie (Tab. 4) geordnet. Die Gesamtkörpergewichte der drei Gruppen vom Wellensittich und vom Haussperling sind miteinander gut vergleichbar. Beim Veilchenohrkolibri konnten wegen der begrenzten Anzahl der Tiere Frischgewichte nur von Exemplaren gewonnen werden, die für die Herstellung von Ausgüssen und für Lungenscheiben und histologische Untersuchungen verwandt wurden (Tab. 3, 4). Das mittlere Gesamtkörpergewicht der untersuchten Kolibris beträgt $7.28 \text{ g} \pm 15.9 \%$. Die Kolibris zeigten deutlich tageszeitliche Schwankungen in der Ablagerung von Subcutanfett. Morgens verarbeitete Tiere besaßen regelmäßig weniger Fett als am späten Nachmittag getötete Individuen. Ausgeprägte Schwankungen des Gesamtkörpergewichtes zeigten auch die Wellensittiche mit $38.56 \text{ g} \pm 13.1 \%$. Beim Haussperling streuen die Gesamtkörpergewichte weniger stark: $23.56 \text{ g} \pm 7.7 \%$. Geschlechtsspezifische Unterschiede ließen sich für keine der drei Arten feststellen.

Das mittlere Restkörpergewicht beträgt beim Haussperling $14.49 \text{ g} \pm 7.9 \%$ (61.16% des Gesamtkörpergewichtes), beim Wellensittich $21.39 \text{ g} \pm 12.0 \%$ (56.21%) und beim Veilchenohrkolibri $4.66 \text{ g} \pm 16.3 \%$ (64.00%). Die Standardabweichung ist mit der des Gesamtkörpergewichtes vergleichbar.

Die große Schwankungsbreite der Gesamtgewichte wie auch der Restkörpergewichte bei den Wellensittichen und bei den Kolibris ist Ausdruck uneinheitlicher, heterogen zusammengesetzter Populationen.

Die Haut einschließlich des Subcutanfettes und der Federn wog beim Haussperling im Mittel 3.15 g ± 15.1 %, beim Wellensittich 7.23 g ± 22.9 % (Haut 3.29 g ± 20.7 %, Federn 2.69 g ± 8.4 %), und beim Veilchenohrkolibri 1.17 g ± 22.7 % (Haut 0.70 g ± 31.6 %, Federn 0.48 g ± 23.4 %). Damit nehmen Haut und Federn bei allen drei Arten einen gleichen Anteil vom Gesamtkörpergewicht ein: Haut und subcutanes Fett betragen etwa 8 - 9 %, die Federn ca. 6 % der Körpermasse.

Das Gewicht der Flugmuskulatur (*M. pectoralis* und *M. supracoracoideus*) beträgt beim Haussperling im Mittel 4.00 g ± 12.9 %, das sind 16.72 % des Gesamtkörpergewichtes. Der Wellensittich besitzt mit 8.40 g ± 11.5 % einen relativen Anteil am Körpergewicht von 22.06 %. Für den Veilchenohrkolibri ergab sich ein mittleres Flugmuskelgewicht von 2.02 g ± 18.4 %, das einem relativen Anteil von 27.66 % am Gesamtkörpergewicht entspricht. In den Unterschieden der relativen Anteile des Flugmuskelgewichts am Körpergewicht zeigen sich die familienspezifischen Unterschiede in Bau und Leistungsfähigkeit des Flugapparates. Das wird noch deutlicher, wenn man bei den drei Arten das Gewicht des Flügelsenkers, des *M. pectoralis* mit dem Gewicht des Flügelhebers, des *M. supracoracoideus* vergleicht. In Anteilen des Gesamtkörpergewichtes nimmt der *M. supracoracoideus* beim Veilchenohrkolibri 9.29 %, der *M. pectoralis* 18.36 % ein, er besitzt nur die doppelte Masse des *M. supracoracoideus*. Beim Wellensittich ist er 4.5 x so groß (*M. supracoracoideus* 3.96 %, *M. pectoralis* 18.15 % und beim Haussperling hat der *M. pectoralis* fast die 8-fache Masse des

M. supracoracoideus (M. supracoracoideus 1.86 %, M. pectoralis 14.85 %). Darin drückt sich prägnant die Fähigkeit zum Schwirrflug beim Kolibri mit der Notwendigkeit zum schnellen Flügelheben ebenso aus wie die Beschränkung des Spatzen auf den Ruder- und Bogenflug. Bemerkenswert ist, daß der relative Anteil des M. pectoralis bei den drei, so unterschiedlichen Arten so ähnlich ist, 18.36 % beim Kolibri und 18.15 % beim Wellensittich und beim Spatzen 14.85 %.

Regressionsgeraden und Korrelationskoeffizienten für die Beziehung Flugmuskulatur zu Restkörpergewicht (Abb. 1) sind mit ihren Gleichungen in Tab. 5 dargestellt. Alle Korrelationen sind mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0.1$ % signifikant, ihre Koeffizienten zeigen, daß das Flugmuskulaturgewicht bei allen drei Spezies sehr hoch mit dem Restkörpergewicht korreliert ist. Es macht einen wesentlichen Teil dieses Restkörpergewichtes aus.

Das mittlere Herzgewicht beträgt beim Haussperling $0.32 \text{ g} \pm 12.8$ %, das entspricht einem Gesamtkörpergewichtsanteil von 1.33 %, beim Wellensittich $0.51 \text{ g} \pm 19.6$ % (1.32 %) und beim Veilchenohrkolibri $0.18 \text{ g} \pm 18.9$ % (2.39 %). Die in Tab. 5 zusammengefaßten Korrelationskoeffizienten zwischen Herzgewicht und Restkörpergewicht und die in Abb. 2 dargestellten Regressionsgeraden zeigen die direkte, gegenseitige Abhängigkeit beider Werte.

Auch die Lungengewichte folgen den Körpergewichtsschwankungen. Dies ließ sich jedoch nur für Haussperling und Wellensittich feststellen, da nur für sie direkte Lungenbestimmungen vorliegen. Das mittlere Lungengewicht des Haussperlings beträgt $0.27 \text{ g} \pm 29.6$ % und nimmt somit

1.14 % des mittleren Gesamtkörpergewichtes ein. Die Korrelation zum Restkörpergewicht $r = 0.521$ scheint bei $p > 5\%$ relativ gering zu sein (Tab. 5). Das mittlere Lungengewicht des Wellensittichs beträgt $0.31 \text{ g} \pm 12.9\%$, das sind 0.85% des Gesamtkörpergewichtes. Der Wellensittich zeigt eine deutliche Beziehung zwischen Lungengewicht und Restkörpergewicht. r liegt bei 0.765 und ist damit für eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $0.1\% < p < 1\%$ signifikant (Tab. 5). Das mittlere Lungengewicht beim Veilchenohrkolibri konnte nur aus dem Lungenvolumen und dessen Anteilen an Gewebe und Blut errechnet werden, da für Gewichtsbestimmungen keine Lungen zur Verfügung standen. Daraus ergibt sich ein Wert von $0.10 \text{ g} = 1.37\%$ des Gesamtkörpergewichtes. Daß eine solche Berechnung gerechtfertigt ist, zeigt der Vergleich der Frischgewichtsdaten von Haussperling und Wellensittich mit den für diese Arten errechneten Werten. Sie betragen $0.30 \text{ g} = 1.26\%$ für den Haussperling und $0.28 \text{ g} = 0.73\%$ für den Wellensittich. Die Abweichungen von den Meßwerten liegen im Bereich der einfachen Standardabweichung.

Volumenbestimmungen der Silikonkautschukausgüsse

Die Ergebnisse der Volumenbestimmung der Silikonkautschukausgüsse (Abb. 3, Abb. 4) sind in den Tabellen 6 - 8 und in Abb. 5 dargestellt. Die gemessenen Volumina wurden zum Gesamtkörpergewicht in Beziehung gesetzt.

Das Gesamtfüllvolumen wurde mit $1.99 \text{ ml} \pm 23.6\%$ beim Kolibri, $6.39 \text{ ml} \pm 24.6\%$ beim Wellensittich und $6.73 \text{ ml} \pm 14.7\%$ beim Haussperling bestimmt. Berechnet man, ausgehend von einem durchschnittlichen spezifischen Gewicht der Körpergewebe von 1.0 , aus dem Gesamtkörpergewicht

deren Körpervolumen und addiert dazu das Gesamtfüllvolumen der entsprechenden Versuchstiere, so erhält man einen Wert für das Gesamtkörpervolumen, das einen besseren Vergleich der Füllvolumina der verschiedenen Arten erlaubt. Danach entfallen vom Gesamtkörpervolumen beim Haussperling 19.70 % auf das Volumen des Lungen-Luftsacksystems, beim Wellensittich 14.08 % und beim Kolibri im Mittel 21.62 %.

Zur quantitativen Darstellung des Lungen-Luftsacksystems wurden die Werte der Einzelkomponenten der Vergleichbarkeit wegen als relative Volumina des Gesamtfüllvolumens, des gesamten gemessenen Volumens des Respirationssystems einschließlich der pneumatischen Räume, aufgetragen.

Der prozentuale Anteil der Lungen am Volumen des Respirationssystems bewegt sich bei gut fliegenden Formen zwischen 12 % und 19 % (Leyhe, 1977). Die ausdauernd fliegenden Wellensittiche besitzen mit im Mittel 18.29 % einen hohen Lungenvolumenanteil. Die Kolibris mit ihrem energetisch sehr aufwendigen Schwirrflug haben dagegen nur im Mittel 14.19 % Lungenvolumenanteil. Der Haussperling, ein mittelmäßiger Flieger, zeigt den geringsten relativen Lungenvolumenanteil von 12.00 % in dieser Gruppe.

Zusammen nehmen die Volumina sämtlicher Luftsäcke beim Haussperling 85.59 % des Gesamtfüllvolumens ein, beim Wellensittich 78.25 % und beim Veilchenohrkolibri 79.81 % (Tab. 9 - 11). Vernachlässigt man zunächst die Volumina von Trachea und pneumatischen Räumen, so ergänzt ihr Anteil am Lungen-Luftsacksystem den Lungenvolumenanteil auf den größten Teil des Gesamtfüllvolumens. Für den morphometrischen Vergleich verschiedener Spezies hat es sich als vorteilhaft erwiesen, die

Luftsäcke nach ihren Verbindungen mit dem Bronchialsystem in eine vordere an die Ventrobronchien angeschlossene und eine hintere an den hinteren Hauptbronchus angeschlossene Gruppe zu gliedern. Der Wellensittich zeigt in der Ausbildung der Luftsäcke den Grundtypus. Die vordere Luftsackgruppe, die 38.34 % des Gesamtfüllvolumens einnimmt, läßt sich in die paarigen cervicalen Luftsäcke (1.28 %), den unpaaren clavicularen Luftsack (9.23 %) und die paarigen cranialen thoracalen Luftsäcke (27.51 %) unterteilen. Der prozentuale Anteil der hinteren Luftsackgruppe, 19.91 %, setzt sich aus den caudalen thoracalen Luftsäcken (29.52 %) und den abdominalen Säcken (9.77 %) zusammen, die beide paarig angelegt sind.

Beim Haussperling nimmt die vordere Luftsackgruppe 31.95 % des Gesamtfüllvolumens ein. Sie setzt sich aus den kleinen cervicalen Luftsäcken (0.90 %) und dem großen unpaaren clavicularen Sack zusammen, der wie für alle Passeriformes charakteristisch, mit den beiden cranialen thoracalen Luftsäcken verschmolzen ist. Dieser große claviculare Luftsack, der ventral einen ausgeprägten Recessus auf dem Sternum bis an dessen caudales Ende besitzt, nimmt ein relatives Volumen von 31.21 % am Gesamtfüllvolumen ein. Die hintere Gruppe, 53.64 %, setzt sich beim Sperling aus den caudalen thoracalen Säcken (42.69 %) und den abdominalen Luftsäcken (10.51 %) zusammen. Beim Kolibri sind auch die cervicalen Luftsäcke mit dem clavicularen Luftsack verschmolzen. Der relative Volumenanteil, der die vordere Luftsackgruppe darstellt, beträgt beim Veilchenohrkolibri 26.57 % am Gesamtfüllvolumen, der der hinteren Luftsäcke 53.24 %. Davon beanspruchen die caudalen thoracalen Säcke mit 51.22 % den Hauptanteil.

Die abdominalen Luftsäcke zeigten bei der Injektion mit Silikonkautschuk eine sehr geringe, oftmals einseitig gar keine Füllung. Die Streuung um den Mittelwert beträgt mehr als 100 % und liegt damit für die relativen Volumina der abdominalen Luftsäcke sehr hoch. Bei der Injektion in Rückenlage können die Eingeweide je nach ihrem Füllungszustand die frei in der Abdominalhöhle liegenden abdominalen Luftsäcke unterschiedlich stark komprimieren und somit ihre Füllung mit dem viskösen Silikonkautschuk durch die sehr dünnen Luftsackanschlüsse beeinflussen haben. Um eine Vorstellung von der vitalen Größe der abdominalen Luftsäcke zu erhalten, ist es bei so großen Schwankungen der Füllvolumina sinnvoll, die erhaltene maximale Füllung als den am ehesten entsprechenden Näherungswert zu betrachten. Er beträgt beim Wellensittich 21.10 % des Gesamtfüllvolumens, beim Haussperling 25.09 % und beim Veilchenohrkolibri 4.65 %.

Das gemessene Volumen der pneumatischen Räume ist ebenfalls intraspezifisch großen Schwankungen unterworfen, da bei der beschriebenen Injektionstechnik die Knochenfüllung selten maximal war. Das gilt besonders für kleine Vögel, bei welchen die Verbindungen des Lungen-Luftsacksystems zu den Hohlräumen der Knochen besonders eng sind. Auch hier vermag die maximale Füllung mehr Informationen über die Ausdehnung der pneumatischen Räume zu liefern als der Mittelwert. So liegen die Maximalwerte bei 6.58 % für den Kolibri, 4,89 % für den Wellensittich und nur 1.68 % für den Haussperling.

Das relative Volumen der Trachea von Larynxabgang bis zum Lungenhilus beträgt beim Veilchenohrkolibri mit 2.95 % fast das Doppelte der beim Wellensittich mit 1.73 % und beim Haussperling mit 1.24 % gemessenen Werte.

Volumetrischer Aufbau der Lungen

Für das Verständnis von Funktion und Leistungsfähigkeit der Vogellunge ist ihr Gesamtvolumen nur in sehr beschränktem Maße aussagekräftig, da der prozentuale Anteil der Parabronchien, der austauschenden Strukturen und der Haupt- und Sekundärbronchien, die nur Luft leiten, großen interspezifischen Schwankungen unterworfen ist. Die prozentualen Volumenanteile der Haupt- und Sekundärbronchien, der Parabronchien und der großen Gefäße wurden an Lungenscheiben von je 5 Lungen je Art mit der Punktzählmethode bestimmt. Die dargestellten Werte sind für jede Art die Mittelwerte mit Standardabweichung, die aus den für jede der Lungen (Abb. 6, 7) aufsummierten Einzelauszählungen an den Lungenscheiben (Abb. 8) gewonnen wurden. Sie sind in Tab. 12 enthalten und in Form eines Histogramms (Abb. 9) festgehalten. Beim Vergleich der Daten fällt auf, daß der Anteil der großen Gefäße, das sind jene Gefäße, welche einen Durchmesser größer als die parabronchialen Lumina aufweisen, bei allen drei Formen ähnlich ist. Er liegt mit ca. 4 % des Lungenvolumens im Bereich der für andere Arten ermittelten Werte. Bei konstantem Gefäßvolumen ist der Volumenanteil der Primär- und Sekundärbronchien dem der Parabronchien indirekt proportional.

Der Wellensittich besitzt einen relativen Anteil an Haupt- und Sekundärbronchien, eingerechnet die an der Lungenoberfläche ausgebildeten, dünnwandigen Bläschen, von 22.85 %. Beim Haussperling fanden sich 11.39 Volumen% Haupt- und Sekundärbronchien, und beim Veilchenohrkolibri liegt der Wert bei 11.44 %. Die luftführenden Strukturen nehmen also beim Wellensittich einen doppelt so großen Anteil ein. Entsprechend ist sein relatives Parabronchienvolumen mit 72.80 % um 11 - 12 % niedriger als beim Haussperling mit 83.88 % und beim Veilchenohrkolibri mit 84.84 %.

Volumetrischer Aufbau des parabronchialen Gewebes

Die einzelnen Parabronchien sind bei einer großen Zahl von Arten gegeneinander durch breitere, bei Hühnervögeln und Blässhühnern, oder schmale interparabronchiale Septen abgegrenzt, so bei Entenvögeln. Einer ganzen Reihe von Familien fehlen diese Septen aber, so Raubvögeln und Singvögeln. Bei ihnen verbinden sich die Luftkapillaren über die Grenze hinaus jeweils zu den benachbarten Parabronchien. Die die Parabronchien versorgenden größeren zu- und abführenden Gefäße verlaufen in den interparabronchialen Septen oder bei den Familien, bei denen sie fehlen, am Ort dieser nur embryonal bestehenden Septen zwischen den einzelnen Parabronchien. Über diese Abwandlungen hinaus sind kleine und gut fliegende Arten dadurch gekennzeichnet, daß die Zone der Atrien, die eine zwischengeschaltete Diffusionsstrecke zwischen der im Lumen der Parabronchien strömenden Luft und der in den Luftkapillaren sich mit dem Blut austauschenden Luft darstellt, stark reduziert wird, bis die Atrien nur noch andeutungsweise ausgebildet sind. Das ist bei den drei hier untersuchten Arten der Fall, bei denen die Infundibula mit den von ihnen entspringenden Luftkapillaren sich direkt in das durchströmte Lumen des Parabronchus öffnet.

Durchmesserbestimmungen an Parabronchien

Die Absolutwerte der Parabronchien- und Lumendurchmesser und die der Dicke ihres Mantels aus Blut- und Luftkapillaren sind für die Atemphysiologie wichtige Größen. Sie bieten Anhaltspunkte für die Beurteilung der Strömung im Lumen und des Diffusionsweges der Luft im gasaustauschenden Gewebe. Um Richtwerte zu erhalten, wurden sowohl an Lungenscheiben als auch an histologischen Schnitten Messungen des

Gesamtdurchmessers und der Manteldicke durchgeführt (Tab. 13). Die bei der Herstellung der histologischen Schnitte auftretende Schrumpfung beträgt, verglichen mit den in situ fixierten Lungenscheiben, die vitale Verhältnisse widerspiegeln, beim Haussperling und Kolibri ca. 22 % (Parabronchiendurchmesser 20 %, Mantel 28 %) und beim Wellensittich sogar 35 % (12 % / 42 %).

Der Parabronchiendurchmesser erreicht bei den Kleinvögeln die niedrigsten Werte (Duncker, 1971). Haussperling und Wellensittich weisen Gesamtdurchmesser von 618 μm und 607 μm auf, der Veilchenohrkolibri von 539 μm . Sie liegen damit unter den von Fromm für größere Arten ermittelten Durchmesser und bestätigen die Interpretation, daß sowohl Körpergröße als auch Leistungsanforderung ihre Maße in relativ engen Grenzen bestimmen. Die Dicke des Mantels aus respiratorischem Gewebe um das Lumen des Parabronchus verhält sich direkt proportional zum parabronchialen Gesamtdurchmesser. Sie beträgt beim Haussperling 175 μm , 179 μm bei dem Wellensittich und 145 μm bei dem Veilchenohrkolibri, während der Lumendurchmesser bei allen drei Arten mit 250 μm konstant ist.

Die Packung der Parabronchien ist bei Wellensittich und Veilchenohrkolibri etwas enger als beim Haussperling, d.h. es sind pro Flächeneinheit etwas mehr Parabronchien vorhanden. Die optimale hexagonale Packung wird dabei jedoch nicht erreicht: Durch die Vernetzung der Parabronchien untereinander kommt es immer wieder zu Unregelmäßigkeiten, die zu weiteren Abständen benachbarter Einheiten führen. Sie sind für die gefundenen hohen Standardabweichungen verantwortlich.

Mit Hilfe des Punktzählverfahrens wurde der quantitative Aufbau der Parabronchien aus Lumina und Atrien, aus dem respiratorischen Blut-Luft-Kapillarnetzwerk und aus den zwischen ihnen liegenden größeren Gefäßen (Abb. 10, 11, 12) bestimmt. Die errechneten Daten sind als Mittelwerte mit Standardabweichung in Tab. 14 aufgeführt und in Abb. 13 graphisch dargestellt. Haussperling und Wellensittich besitzen in ihren Parabronchien relative Anteile des respiratorischen Gewebes von 69.44 % ± 2.3 %, resp. 70.37 % ± 2.55 %. Sie zeigen damit die höchsten Werte der bis jetzt untersuchten Arten. Entsprechend ist der Lumenanteil und Atrienanteil ihrer Parabronchien auf ein Minimum reduziert, auf 23.99 % ± 2.2 % beim Sperling und 24.38 % ± 3.2 % beim Wellensittich. Die Volumina der parabronchialen Blutgefäße sind mit 6.57 % beim Haussperling und 5.25 % beim Wellensittich relativ groß, überschreiten aber die aus Untersuchungen anderer Arten sich abzeichnende Schwankungsbreite nicht. Im Gegensatz dazu weist der Kolibri ein um etwa das Doppelte erhöhten Blutgefäßanteil von 11.65 % ± 1.0 % auf und steht damit einzigartig in der Reihe der bisher untersuchten Arten. Das relative Volumen des respiratorischen Gewebes ist mit 60.42 % ± 2.2 % schon aufgrund des kräftig vermehrten Gefäßanteils geringer als bei den beiden anderen Arten. Zusätzlich besitzt er aber auch mit 27.93 % ± 1.5 % einen größeren Anteil an Lumina. Dadurch wird beim Kolibri auch das Volumenverhältnis von ventilierenden Lumina zum respiratorischen Gewebe vermindert. Es beträgt beim Veilchenohrkolibri 1 : 2.2, beim Haussperling und Wellensittich aber 1 : 2.9. Es ist also bei diesen beiden Arten fast dreimal so viel gasaustauschendes Gewebe wie ventiliertes Volumen vorhanden, beim Kolibri nur gut zweimal so viel.

Betrachtet man die vier Regionen der Lunge (Hausssperling, Wellensittich), beziehungsweise die drei Regionen (Veilchenohrkolibri) einzeln und vergleicht sie daraufhin untereinander, so ergibt sich, daß der Aufbau der Parabronchien aus respiratorischem Gewebe, aus Lumina und Atrien und aus größeren Gefäßen über die gesamte Lunge hinweg konstant bleibt (Tab. 14). Nur die Region der vorderen Palaeopulmo beim Hausssperling scheint davon nach dem Wilcoxon-Test etwas abzuweichen ($p < 2\%$). Das hat seine Ursache darin, daß beim Hausssperling die Dorsobronchien in ihren distalen Abschnitten einen parabronchialen Wandbau mit zunehmend dickem respiratorischem Mantel aus Blut- und Luftkapillaren erhalten und so im histologischen Schnitt von den Parabronchien nicht mehr zu unterscheiden sind, aber noch weitere Lumina besitzen. Da die vordere Palaeopulmo neben den Parabronchien besonders viele parabronchiale Dorsobronchien besitzt, wird dadurch der relative Anteil der Lumina und Atrien in der vorderen Palaeopulmo etwas vergrößert, während der Anteil des Blut-Luft-Kapillarnetzes sich um diesen Betrag vermindert.

Volumetrischer Aufbau des respiratorischen Gewebes (Abb. 14)

Die relativen Volumenanteile des Blutes, der Luft und des Gewebes im Mantel der Parabronchien aus Luft- und Blutkapillaren wurden an Serien von jeweils mindestens 10 elektronenmikroskopischen Aufnahmen (bei 3300 x Vergrößerung) je Lungenregion bei je drei Tieren nach der Punktzählmethode ermittelt. Es wurden, ausgehend von der kleinsten Komponente, pro Region im Minimum 7500 Punkte gezählt. Die relativen Volumenanteile des Blutes, der Luft und des Gewebes sind als Mittelwerte mit Standardabweichungen in Tab. 15 aufgeführt und in Abb. 15 graphisch dargestellt. Die Gewebskomponente ist bei allen drei Arten

niedriger als die früheren überschlagsmäßig für verschiedene Formen erhobenen Daten (Duncker, 1973). Beim Haussperling liegt der Gewebsanteil bei 9.16 %, den gleichen Wert zeigt der Veilchenohrkolibri mit 9.41 %, der Wellensittich mit 6.63 % erreicht ein Minimum. Das Verhältnis des Volumens der Luftkapillaren zu dem der Blutkapillaren ist beim Haussperling und Veilchenohrkolibri das gleiche und beträgt 1.5 : 1. Der Wellensittich weist ein erstaunlich großes Volumen der Luftkapillaren mit 67.32 % auf, das zu einem Luft-Blut-Verhältnis von 2.4 : 1 führt.

Beim Vergleich des respiratorischen Gewebes der Parabronchien aus den vier bzw. drei genannten Lungenregionen miteinander lassen sich wiederum keine wesentlichen Unterschiede feststellen ($p < 5\%$). Die Parabronchien sind auch in ihrem respiratorischem Gewebe über die ganze Lunge gleichartig gebaut und zeigen überall die für die einzelne Art charakteristische Volumenzusammensetzung. Die etwas vergrößerte Schwankungsbreite in der Volumenzusammensetzung des respiratorischen Gewebes zwischen den einzelnen Regionen der Kolibrilunge beruht auf folgendem Faktum: Vom Lumen der Parabronchien gehen beim Kolibri zahlreicher als bei den beiden anderen Arten relativ weite Infundibula in das Blut-Luft-Kapillarnetz hinein, allseitig Luftkapillaren abgebend. Lumennahe Schnitte durch das respiratorische Blut-Luftkapillarnetz enthalten deshalb zahlreiche, weite Infundibulaanschnitte, die den peripher aus dem Parabronchienmantel stammenden Schnitten fehlen. Dadurch ist der Luftanteil am respiratorischen Gewebe beim Veilchenohrkolibri größeren Schwankungen unterworfen.

Die Meßschritte an den Lungenscheiben, an den Parabronchialregionen und am respiratorischen Gewebe sind jeweils die weitere Differenzierung

einer Komponente des vorhergehenden Meßschrittes. Fügt man die Ergebnisse dieser drei Meßschritte zusammen, so erhält man die Darstellung in Abb. 16. Durch Umordnung der Meßwerte von der Luft, vom Gewebe und vom Blut (Abb. 17) sind ihre Gesamtvolumenanteile für die Lunge klar zu überblicken. Hierbei zeigt sich, daß der Wellensittich, wie bereits im Aufbau des respiratorischen Gewebes, unter den drei Arten den höchsten Volumenanteil Luft aufweist. Entsprechend sinkt dadurch, bei vergleichbarem Gewebsanteil, das Blutvolumen seiner Lunge.

Die an den Silikonausgüssen gemessenen Volumina der Lungen erlauben es, aus den bisher mitgeteilten Volumenanteilen die absoluten Volumina der einzelnen Baubestandteile der Lungen im Mittelwert zu berechnen (Tab. 16 a - c). Die absoluten Gesamtvolumina der Luft, des Gewebes und des Blutes sind in Tab. 17 aufgeführt.

Austauschoberfläche von Blut- und Luftkapillaren

Die Austauschoberfläche sowohl der Luft- wie der Blutkapillaren wurde an denselben elektronenmikroskopischen Aufnahmen ermittelt, die schon für die Berechnung des volumetrischen Aufbaus des respiratorischen Gewebes verwandt worden waren. Der Punktraster wurde dazu durch ein Linienraster ersetzt. Die Ergebnisse dieser quantitativen Bestimmungen der totalen Oberflächen und der effektiven Austauschoberflächen sind in Tab. 18 und in Abb. 18 dargestellt. Berechnet man bei allen drei Arten die wirksame Austauschoberfläche der Luftkapillaren und bezieht diesen Wert auf das durchschnittliche Körpergewicht, so besitzt der Wellensittich mit $48 \text{ cm}^2/\text{g}$ Körpergewicht die kleinste relative Austauschoberfläche, gefolgt vom Haussperling mit $59 \text{ cm}^2/\text{g}$ und Veilchen-

ohrkolibri mit $87 \text{ cm}^2/\text{g}$. Letzterer weist also eine fast doppelt so große Austauschoberfläche pro g Körpergewicht auf wie der Wellensittich. Bezieht man die effektive Austauschoberfläche der Luftkapillaren auf das Volumen des respiratorischen Gewebes, so sind das $301 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ (Wellensittich), $326 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ (Haussperling) und $389 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ (Veilchenohrkolibri). Die effektive Austauschoberfläche der Blutkapillaren ist um durchschnittlich 4 % geringer. Sie beträgt für den Haussperling $58 \text{ cm}^2/\text{g}$, resp. $317 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$, für den Wellensittich $46 \text{ cm}^2/\text{g}$, resp. $286 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ und für den Veilchenohrkolibri $84 \text{ cm}^2/\text{g}$, resp. $378 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$. Regionale Unterschiede konnten bei keiner der drei Arten festgestellt werden ($p < 5 \%$), was wiederum für die Einheitlichkeit des Parabronchialbaues über die ganze Lunge spricht.

Von den Überlegungen ausgehend, daß für die gewaltige Steigerung des Stoffwechsels beim Übergang von Ruhe zum Flug im wesentlichen die Flugmuskulatur verantwortlich ist und die wichtigen Organparameter durch die maximale mögliche Leistung bestimmt werden, hat auch die Betrachtung der Relation von Größe der Austauschoberfläche zu Menge der Flugmuskulatur eine funktionelle Bedeutung. Unter Vernachlässigung aller übrigen Gewebe stehen pro Gramm Flugmuskulatur dem Wellensittich 220 cm^2 Austauschoberfläche zur Verfügung, dem Haussperling 247 cm^2 und dem Kolibri 314 cm^2 . Bezieht man das Herz als ebenfalls mit Maximalleistung arbeitend mit ein, stehen pro g Herz- und Flugmuskulatur beim Wellensittich 208 cm^2 , beim Sperling 322 cm^2 und beim Kolibri 288 cm^2 zur Verfügung.

Schrankendicke und Diffusionskapazität

Die Schrankendicke, die Dicke von Luftkapillarepithel, Interstitium und Endothel der Blutkapillaren (Abb. 19) wurden an Serien von jeweils 5 elektronenmikroskopischen Aufnahmen (bei 14400 x Vergrößerung) je Lungenregion bei mindestens drei Tieren je Art bestimmt. Die Messung erfolgte parallel mit Hilfe eines logarithmischen Maßstabes, einem Maßstab mit Millimetereinteilung oder durch das MOP mit einer Meßgenauigkeit von 0.1 μm . Zur Kontrolle wurden 8 - 10 Aufnahmen je Lungenregion beim Wellensittich nach Fixierung der Lungen unter isotonischen Bedingungen mit dem MOP bei gleicher Vergrößerung ausgewertet. Mit der Vermehrung der Austauschoberfläche geht eine Reduktion der Schrankendicke zwischen Blut und Luft einher. Die mittlere Dicke der Schranke τ_t , die minimale Dicke $\tau_{t\min}$, wie auch die harmonischen Mittel τ_{ht} und τ_{hpl} sind für die drei untersuchten Vogelarten in Tab. 19 aufgeführt. Hausperling und Wellensittich besitzen mit τ_t von 0.218 μm und 0.210 μm eine etwas dickere Schranke als der Kolibri mit 0.183 μm . Insgesamt sieht es so aus, als ob diese Werte die anatomisch mögliche Minimaldicke darstellen, die auch bei Extremforderungen an die Vogellunge aus mechanischen Gründen nicht weiter reduziert werden kann. τ_{ht} , das harmonische Mittel der Schrankendicke, das in direkter Beziehung zur Diffusionskapazität der Lunge steht, folgt den Schwankungen von τ_t . τ_{ht} ist regelmäßig um ca. 40 % niedriger als τ_t . Zwischen der Hauptserie und der Kontrollserie sind keine Unterschiede zu erkennen (Tab. 20). Unterschiede in τ_{hpl} , dem harmonischen Mittel des Abstandes zwischen Erythrocyt und Gewebsschranke, konnten sowohl beim Hausperling, Wellensittich wie Kolibri nicht gefunden werden. τ_{hpl} beträgt im Durchschnitt 0.017 μm . Es kommen jedoch oft Fälle vor, in denen Erythrocyten in direktem Kontakt mit dem Endothel der Blutkapillaren stehen.

Auch bei einer Sekundärvergrößerung von mehr als 1400 x ist keine trennende Plasmaschicht zu erkennen. Regionale Unterschiede bestehen nicht.

Diffusionskapazität

Die morphologischen Diffusionskapazitäten D_t und D_{p1} wie auch die effektive Membrandiffusionskapazität D_M , die sich aus D_t und D_{p1} zusammensetzt, wurde nach dem Weibel'schen Modell (Weibel, 1970/71) berechnet. Die Ergebnisse sind in Tab. 19 aufgeführt. Unmittelbar vergleichbar werden die Daten nur, wenn man die Diffusionskapazitäten in Beziehung zum Gesamtkörpergewicht stellt. Dabei weist der Wellensittich sowohl für D_t/W mit 0.125 ml/min.mmHg g, D_{p1}/W mit max. 0.904, mit min. 0.673 ml/min. mmHg g als auch D_M/W mit max. 0.110 und min. 0.105 ml/min.mmHg g die niedrigsten Werte auf. Sehr nahe steht der Haussperling mit nur leicht erhöhten Kapazitäten von $D_t/W = 0.163$ ml/min.mmHg g, D_{p1}/W max. = 1.533, min. = 1.141 ml/min.mmHg g und D_M/W max. = 0.147, min. = 0.143 ml/min.mmHg g. Der Veilchenohrkolibri hingegen erreicht Werte, die diejenigen der anderen beiden Formen um fast das Doppelte übersteigen. D_t/W beträgt bei ihm 0.282 ml/min.mmHg g, D_{p1}/W max. 1.862, min. 1.318 ml/min.mmHg g und D_M/W max. 0.245, min. 0.234 ml/min.mmHg g.

Diskussion

Die Leistungsfähigkeit des Atemapparates und speziell der Lunge basiert auf ihrer anatomischen Struktur, deren funktionell wichtigen Parameter für die drei Arten in dieser quantitativen Analyse herausgestellt werden sollen. Dabei ist davon auszugehen, daß die anatomisch meßbaren Funktionsparameter nur einen Wert für die maximal mögliche Leistung der Lunge darstellen, in erster Linie im Hinblick auf den Gasaustausch. Nicht untersucht in dieser Arbeit werden Leistungsfähigkeit des Herz-Kreislaufapparates, ohne den die Lunge funktionell nicht denkbar ist, und Bewegungsapparat und Leber, die ja für die Maximalleistung Flug das entscheidend ausführende Organ sind. Erst das Zusammenspiel dieser drei Organkomplexe ergibt die effektive Leistung im Flug. Die Annahme, daß jedes dieser drei Systeme so ausgelegt ist, daß es gerade die zur Maximalleistung notwendige spezielle Organleistung zu erbringen vermag, macht es jedoch möglich, auch die anatomisch meßbare Leistungsfähigkeit des Atemapparates zur Charakterisierung der maximalen Leistungsfähigkeit der untersuchten Arten zu verwenden.

Unterschiede in der Körpergröße, im Flugvermögen, aber auch in der systematischen Stellung bestimmen die Stoffwechselintensität und sind damit die determinierenden Faktoren für die strukturelle Ausbildung der physiologischen Leistungsfähigkeit. Wie groß die aufzubringende Leistung bei der einzelnen Art bei einem bestimmten Flugtypus ist, kann nur dort differenziert werden, wo physiologische Daten, insbesondere über den Sauerstoffverbrauch bei diesen Flugaktivitäten, vorhanden sind (Tucker, 1968 a, b; Berger, 1974, 1978; Berger, Hart and Roy, 1970). Für die allgemeine Diskussion der Befunde ist deshalb eine generelle Charakterisierung des Flugvermögens der einzelnen Arten not-

wendig, die insgesamt zwar eine grobe Vereinfachung ist, im Augenblick aber eine durchgängig gültige Aufgliederung zuläßt. Unter 'schlechten' Fliegern werden die Formen zusammengefaßt, die vorwiegend am Boden leben und nur zu kurzen Fluchtflügen befähigt sind, wie die Hühnervögel. Unter die 'guten' Flieger (Leistungsfieger) sind jene Arten einzureihen, die ausdauernd fliegen. Sie gehören zugleich meist zu den Teilziehern oder Zugvögeln. Diese grobe Einteilung wird bei der Besprechung der einzelnen Arten fallweise differenziert.

Nach Herzog (1968) gehört der Haussperling, wie fast alle übrigen Singvögel, zu den Rotationsschwingenfliegern mit hoher Schlagfrequenz und weitem Schlagwinkel der Flügel. Der Wellensittich wird zu den Triebschwingenfliegern gezählt, die durch die Variation von Amplitude und Frequenz beim Flügelschlag zur Fortbewegung mit hoher Geschwindigkeit befähigt sind. Der Veilchenohrkolibri ist als Schwirrfieger zu bezeichnen. Gemeinsam mit den meisten anderen Kolibris, den Caprimulgiden und den Hirundiniden zeichnet er sich durch hohe Schlagfrequenzen bis über 700 Schläge pro Minute und einen äußerst schnellen und wendigen Flug aus. Die Ausbildung der Flugmuskulatur charakterisiert die Flugfähigkeit recht gut (Hartman, 1961) und ermöglicht damit auch eine funktionelle Interpretation des quantitativen Aufbaus in der Vogellunge. Deshalb wurde neben dem Gesamtkörpergewicht auch das Frischgewicht von Flugmuskulatur, Herz und Lunge erhoben. Das Restkörpergewicht (Klatt, 1928) schließt per definitionem Körpergewichtsschwankungen aufgrund unterschiedlicher Füllungen des Darmtraktes und wechselnder Fettanlagerungen, die vom Ernährungs- und Allgemeinzustand sowie der Tageszeit abhängig sind, aus. Es ist deshalb für Gewichtskorrelationen das sehr viel adäquatere Maß als das Gesamtkörpergewicht. Die aus der quantita-

tiven Analyse des Lungen-Luftsackapparates gewonnenen Daten einschließlich der Werte über Austauschoberflächengröße und Diffusionskapazität werden auf diese Gewichtsdaten bezogen, um eine Abschätzung der funktionellen Beziehungen in der Organisation der einzelnen Formen zu erreichen.

Die in dieser Untersuchung erhaltenen Ergebnisse werden dann verglichen mit den Werten, die inzwischen von 12 Vogelarten unterschiedlicher Körpergröße, systematischer Stellung und Flugfähigkeit vorliegen. Die Erhebungen an diesen 12 Arten wurden mit identischen Methoden gewonnen. Es handelt sich dabei um Daten von Rabenkrähe, Stockente, Haushuhn (Fromm, 1972), Haustaube, Blässhuhn, Höckerschwan (Otten, 1973), Wachtel, Fasan, Truthuhn (Bialas, 1976), Kanadagans, Mäusebussard und Rebhuhn (Leyhe, 1977). Sofern keine anderen Angaben gemacht werden, stammen die verwandten Vergleichswerte von den genannten Autoren.

Gesamtkörpergewichte

Beim Veilchenohrkolibri und beim Wellensittich fällt die relativ große Streuung der Gesamtkörpergewichte im Gegensatz zu den Haussperlingen auf. Sie sind wohl in erster Linie darauf zurückzuführen, daß die Tiere dieser beiden Arten aus wohl auch regional verschiedenen Wildfängen oder verschiedenen Zuchtpopulationen stammen, während die Haussperlinge aus zwei definierten Wildpopulationen gewonnen werden konnten. Die extrem hohen Streuungen in den Hautgewichten, die das Subcutanfett beinhalten, sprechen für starke tageszeitliche Schwankungen im Ernährungs- und Allgemeinzustand, besonders bei den Wellensittichen. Das mittlere Gesamtkörpergewicht beider Arten liegt aber durchaus im Bereich der in der Literatur zitierten Mittelwerte: Für den Veilchenohrkolibri von

(4.9-) 6.9 - 10.4 g (Niethammer, 1953; Greenwalt, 1960; Berger, 1974), für den Wellensittich von (17-) 30 - 40 g (Parrot, 1893; Hartman, 1961; Tucker, 1968 b; Calder, 1968). Die Gesamtgewichte des Haussperlings streuen dagegen viel weniger. Sie sind mit den Literaturwerten ebenfalls gut vergleichbar: 22.5 - 29.0 g (Kendeigh, 1944; Parrot, 1893; Altman et al., 1958; Tucker, 1968 a). Lediglich die Werte von Loer (1911), $\bar{x} = 33$ g, weichen beträchtlich von dem hier gefundenen Mittelwert ab. Von dieser Abweichung abgesehen, entsprechen die in dieser Untersuchung gewonnenen Gewichte den für die Arten in der Literatur mitgeteilten und dürfen deshalb als repräsentativ für die einzelnen Spezies gewertet werden.

Flugmuskulatur

Die Fähigkeit zum Flug hängt unmittelbar von der Atmungsleistung ab. Deshalb wurden zur quantitativen Abschätzung der Flugfähigkeit die Gewichte der Flugmuskulatur erhoben. Diese Abschätzung kann nur sehr grob sein, da hierbei weder Flugtyp und Fluggeschwindigkeit noch Besonderheiten des Flügelbaues, noch genaue Daten über die Fasertypzusammensetzung der Flugmuskeln mitberücksichtigt werden konnten. Erleichtert wird diese Abschätzung dadurch, daß nach orientierenden Untersuchungen die Flugmuskulatur bei Kolibris ausschließlich, bei Haussperling und Wellensittich überwiegend aus roten Fasern aufgebaut ist. Vor allem fehlen bislang quantitative Untersuchungen der Versorgung der Flugmuskulatur mit Blutgefäßen, was für die Beurteilung ihrer Dauerleistungsfähigkeit und ihrer Beziehung zum Kreislauf- und Atemapparat von entscheidender Bedeutung wäre.

Die Flugmuskulatur ist bei den Vögeln ausschließlich für die Bewegung der Flügel verantwortlich. Sie hat keinen Einfluß auf die Atembewegungen und damit auf die Ventilation der Lunge. Atemmuskulatur und Flugmuskulatur sind durch den speziellen Bau des Thorax bei den Vögeln völlig dissoziiert (Duncker, 1971). Deshalb besteht zwischen Flügel- und Atembewegungen bei ihnen gar keine Koordination, sondern nur teilweise eine wohl neuronal bedingte Synchronisation (Berger, Hart und Roy, 1970; Fraenkel, 1934; Tucker, 1968 b).

Aus den früheren Arbeiten (Fromm, 1972; Otten, 1973; Bialas, 1976; Leyhe, 1977) sind neben der Monographie von Hartman (1961) Werte für die gesamte Flugmuskulatur (*M. pectoralis* und *M. supracoracoideus*) bekannt. Sie liegen bei guten Fliegern, vertreten durch Rabenkrähe, Haus- taube, Stockente und Kanadagans, zwischen 14 % und 22 % des Gesamtkörpergewichtes. In der gleichen Größenordnung bewegen sie sich auch beim Haussperling mit 16.7 % und beim Wellensittich mit 22.1 %. Der Veilchen- ohrkolibri überschreitet diesen Wert mit 27.7 % beträchtlich, erreicht dabei aber den Maximalwert, der beim Rebhuhn mit 28.6 % gefunden wurde, nicht ganz. Blässhuhn, Höckerschwan und Mäusebussard, die keineswegs als schlechte Flieger angesprochen werden dürfen, besitzen mit ihrer Flugmuskulatur nur einen Anteil von 11 - 12 % am Körpergewicht. Sie vertreten damit die untere Gewichtsgrenze, bei der noch eine gute Flugfähigkeit gegeben ist. Ihre Muskulatur besteht im wesentlichen aus roten Fasern, wohl die entscheidende Voraussetzung ihrer Flugfähigkeit. Erstaunlich hingegen ist der hohe Flugmuskulaturgewichtsanteil bei allen untersuchten Hühnervögeln von über 20 %, von dem nur das Haushuhn eine Ausnahme macht. Diese große Flugmuskulaturmasse, die sie in der Regel nur zu einem schnellen, kurzen Fluchtflug befähigt, besteht aber überwie-

gend oder gar ausschließlich wie beim Truthuhn aus weißen Fasern. Die relative Größe der Flugmuskulatur sagt also nur bei Einbeziehung der Faserzusammensetzung etwas über die Flugleistung einzelner Arten aus, dazu muß dann der gruppenspezifische Flugtyp berücksichtigt werden.

Die beiden Flugmuskeln, der *M. pectoralis* als Abschlagmuskel und der *M. supracoracoideus* als Aufschlagmuskel, besitzen bei den einzelnen Flugtypen ein charakteristisches Gewichtsverhältnis zueinander. Nach Lorenz (1933) und Hartman (1961) erreicht der *M. supracoracoideus* bei Rüttel- und Schwirrfliegern, bei denen der Aufschlag schnell und kraftvoll erfolgen muß, sein höchstes Gewicht, während der bei allen Vögeln größere *M. pectoralis* bei Segelfliegern ein Vielfaches des bei ihnen sehr kleinen *M. supracoracoideus* ausmacht. Bei ihrem Schlagflug wie beim Flug aller großen, langsam schlagenden Vögel erfolgt der Aufschlag der Flügel weitgehend passiv. Der Veilchenohrkolibri als Vertreter der best angepaßten Schwirrflieger unter den Vögeln stellt mit einem Verhältnis 1 : 2 von *M. supracoracoideus* zu *M. pectoralis* den Extremwert in dieser funktionellen Variationsreihe im Flugmuskelbau dar.

Herz

Der Atemapparat garantiert bei hoher funktioneller Differenzierung nur eine hohe Sauerstoffaufnahme. Dieser Sauerstoff muß dann vom Kreislauf zu den Geweben, so zur Flugmuskulatur transportiert werden, und das mit einer im relativen Anteil begrenzten Blutmenge. Das ist nur durch Erhöhung der Umlaufgeschwindigkeit des Blutes zu erreichen, wozu das Herz das entscheidende Organ ist. So haben kleinere Vögel mit ihrem relativ höheren Energiebedarf relativ größere Herzen als große Vögel. Hartman

(1961) stellt darüber hinaus fest, daß von den zu erhebenden Gewichtsdaten das Herzgewicht am ehesten etwas über die motorische Aktivität einer Art aussagt. Dem entsprechen auch die Daten der bis jetzt untersuchten Arten. Alle ausgeprägten Flieger weisen prozentuale Anteile um 1 % oder mehr auf, im Gegensatz zu den wenig flugfähigen Vertretern, deren Herzgewichtsanteil weit unter 1 % liegt. Die Hühnervögel, bei welchen das relative Herzgewicht bis auf 0.2 % absinken kann, bilden die untere Grenze, während dem die Kolibris maximale Herzgewichtsanteile bis zu 3.5 % erreichen (Stanislaus, 1937; Portmann, 1950; Simons, 1960; Hartman, 1961). Vögel haben stets ein schwereres Herz als Säugtiere derselben Größe. Die Zahlen für Säuger in Altman und Dittmer (1970) streuen von 0.11 - 1.67 % und sind nur ungefähr halb so groß wie für entsprechende Vögel. Das vergleichsweise höhere Herzgewicht der Vögel steht in gutem Einklang mit der höheren Herzschlagfrequenz und dem größeren Herzminutenvolumen (Lasiewski et al., 1964; Lasiewski und Lasiewski, 1967; Tucker, 1968 a; Sturkie, 1976). Diese sind wohl Grundvoraussetzungen für die Entwicklung sehr leistungsfähiger Flugtypen. Einige Vogelarten haben dann auf dieser Basis auch die Möglichkeit ausbilden können, in großen Höhen zu fliegen, was bei den dort herrschenden geringen Sauerstoffpartialdrücken Höchstleistungen von Atem- und Kreislaufapparat verlangt.

Bezieht man das mittlere Herzgewicht auf das mittlere Flugmuskelgewicht, so ergibt sich eine erstaunliche Ähnlichkeit bei den drei verschiedenen Arten, beim Sperling (Herz 0.32 g, Muskel 4.00 g) beträgt das Herzgewicht 8 %, beim Wellensittich (Herz 0.51 g, Muskel 8.40 g) 6.1 % und beim Kolibri (Herz 0.18 g, Muskel 2.02 g) 8.9 %. Diese Größenbeziehung dürfte am ehesten die Herzgröße als Abhängige der Muskelgröße

durch die Höchstleistungsaktivität Flug verständlich werden lassen.

Lunge

Die Lungengewichte sind wie die Herzgewichte eine Funktion des Körpergewichtes, wenn auch nicht in einer so strengen Abhängigkeit. Die generelle Abhängigkeit vom Körpergewicht ist zu erwarten, da die Lungen fest mit dem Thorax verwachsen sind und somit in ihren Abmessungen vollständig von denen des Bewegungsapparates abhängen. Die große Streuung der Lungengewichte beim Haussperling läßt ein Lungenödem vermuten, das bei einige Tieren bei der Tötung auftrat. Die Lungengewichte gleichen weitgehend den Herzgewichten, ihr prozentualer Anteil am Gesamtkörpergewicht liegt bei effizienten Fliegern bei 1 %. Die Lungengewichte gleichgroßer Vögel und Säuger sind einander sehr ähnlich. Zu einer funktionellen Differenzierung der Lungen reichen deren Lungengewichte jedoch nicht aus, sie muß aufgrund weiterer Meßdaten erfolgen.

Ausgüsse

Die Vogellunge ist, wie physiologische Messungen zeigen (Zeuthen, 1942; Scheid, 1968; Tucker, 1968 a, b) das leistungsfähigste Atmungsorgan, das in der Wirbeltierreihe entwickelt wurde. Sie übertrifft in ihrer Effizienz die Säugerylunge um ein Mehrfaches. Das wird schon aus ihrer qualitativen Beschreibung verständlich, da sie sich in ihrem Aufbau grundsätzlich von der Säugerylunge unterscheidet. Aber erst die quantitative Analyse der Vogellunge wird es ermöglichen, die physiologischen Befunde auch aufgrund der anatomischen Strukturen zu interpretieren. Die Lungen sind im dorsalen Thorax allseitig verwachsen und

und mit der ventralen Abgrenzung durch das straffe horizontale Septum volumenkonstant ausgespannt. Da sie wegen der Luftsackostien nicht in der herkömmlichen Weise im fixierten Zustand durch Wasserverdrängung volumetriert werden können, stellen die Silikonkautschukausgüsse als exakte Kopien den besten Weg zur Bestimmung des Lungenvolumens dar. Die komprimierbaren Luftsäcke werden bei der Injektion meist maximal gefüllt. Die gemessenen Luftsackvolumina liegen als Maximalvolumina wohl etwas über den vital erreichten Inspirationsvolumina. Da diese Technik bei allen Untersuchungen (Fromm, 1972; Otten, 1973; Bialas, 1976; Leyhe, 1977) angewandt wurde, ergeben sich aber gute Vergleichsmöglichkeiten.

Das Gesamtfüllvolumen setzt sich aus dem Volumen der Lungen, aus den Volumina der einzelnen Luftsäcke, die bei verschiedenen Arten sehr unterschiedlich ausgebildet sind, und aus dem Volumen der pneumatischen Räume zusammen. Der relative Anteil des Gesamtfüllvolumens am Gesamtkörpervolumen bewegt sich bei den verschiedenen untersuchten Arten zwischen dem niedrigsten Wert von 10.6 %, der beim Truthuhn gefunden wurde, und dem extrem hohen Wert von 34.0 % beim Höckerschwan. Zwei Faktoren bestimmen hauptsächlich die Größe des Lungen-Luftsacksystems: Flugfähigkeit und Körpergröße. Mäßig bis gut fliegende Arten wie zum Beispiel Rabenkrähe, Haustaube, Stockente und Wachtel zeigen Gesamtfüllvolumina, die rund 20 % des Gesamtkörpervolumens ausmachen. In diese Reihe lassen sich auch Haussperling und Veilchenohrkolibri einordnen. Der Wellensittich erreicht hingegen nur einen Wert von 14 % und steht danach mit Haushuhn und Truthuhn in einer Gruppe. Diese verhältnismäßig geringe Größe des Volumens des Lungen-Luftsacksystems beim gut fliegenden Wellensittich läßt sich erst nach Aufgliederung der

der Lunge in ihre Volumenanteile differenziert betrachten.

Der prozentuale Volumenanteil der Lungen am Gesamtfüllvolumen des Respirationsapparates streut von 9.10 % beim Blässhuhn bis 18.29 % beim Wellensittich (Tab. 21). Gut fliegende Formen besitzen Anteile zwischen 12 % und 19 %, während Hühner- und Gänsevögel Werte um 10 % aufweisen. Bezieht man das Füllvolumen der Lunge auf das Gesamtkörpervolumen, so lassen sich die Hühnervögel klar von den anderen Ordnungen trennen. Sie weisen Lungenvolumenanteile am Gesamtkörpervolumen von weniger als 2 % auf. Gut flugfähige Arten wie zum Beispiel Stockente, Haustaube oder Rabenkrähe zeigen erstaunlich ähnliche relative Lungenanteile am Gesamtkörpervolumen, die zwischen 2.5 - 3 % variieren. Hier ordnen sich auch Wellensittich mit 2.41 % und Veilchenohrkolibri mit 2.91 % zwanglos ein. Der Sperling mit 2.35 % liegt an der unteren Grenze, was mit seinem mäßigen Flugvermögen im Einklang steht. In der Beziehung Lungenvolumen zu Gesamtkörpervolumen läßt sich auch die innere, unmittelbar den Atemapparat betreffende Pneumatisation demonstrieren. Der Höckerschwan hat bei seiner großen Körpermasse zum Aufrechterhalten der Flugfähigkeit die Luftsäcke und auch die Lungen über die funktionellen Anforderungen des Atemapparates hinaus vergrößert. Diese zusätzliche Vergrößerung der Lunge erfolgte in Form von oberflächlichen lufthaltigen Bläschen, durch die der extrem hohe Lungenvolumenanteil von 3.54 % am Gesamtfüllvolumen bedingt wird.

Die für die Ventilation der Lunge verantwortlichen Luftsäcke sind rein passive Strukturen. Sie besitzen in ihren dünnen, bindegewebigen Wandungen keine wirksame Muskulatur. Die Inspirationsbewegungen werden hauptsächlich von den Mm. intercostales externi, ihren speziellen An-

teilen, den *Mm. appendicocostales* und den *Mm. levatores costarum* ausgeführt (Fedde et al., 1963; Fedde et al., 1969; Duncker, 1971). Es handelt sich dabei um Bewegungen des ganzen Thorax (Scheid und Piiper, 1969). Sowohl Inspiration wie Expiration sind bei den Vögeln aktive Vorgänge (Wick und Bucher, 1963). Die Volumenänderungen des Rumpfes nehmen bei den Atembewegungen von cranial nach caudal zu (Baer, 1896; Zimmer, 1935) und stehen in direktem Zusammenhang mit den unterschiedlichen Exkursionen der einzelnen Luftsäcke. So werden die vorderen Luftsäcke von den Atembewegungen bei normaler Atmung in geringerem Umfang beeinflusst als die hintere Luftsackgruppe. Dies gilt insbesondere für die frei in der Abdominalhöhle liegenden Abdominalsäcke, bei denen die größten Erweiterungen, gleichzeitig aber auch, mindestens für kleine Vögel, vollständige Kompression möglich sind (Stanislaus, 1937). Während die hintere Luftsackgruppe durch ihre Bronchialanschlüsse in der Inspirationsphase mit Frischluft gefüllt werden, gewährleisten die vorderen Luftsäcke durch ihre Anschlüsse an die Ventrobronchien mit ihrer zu den hinteren Luftsäcken synchronen Erweiterung (Baer, 1896; Soum, 1896; Victorow, 1909), daß auch in der Inspirationsphase die Luft in den Parabronchien der *Palaeopulmo* von den Dorso- zu den Ventrobronchien strömt, in der gleichen Richtung wie in der Expirationsphase.

Die Luftsäcke nehmen den größten Anteil des Volumens des Respirationsystems ein. Der relative Anteil des Lungenvolumens am Gesamtfüllvolumen unterliegt stärkeren Schwankungen. Die bislang an 15 Arten gewonnenen quantitativen Daten zeigen eine klare Tendenz im Verhältnis der Luftsackvolumina zu den Lungenvolumina: Ausgeprägt gute Flieger wie Veilchenohrkolibri, Wellensittich, Mäusebussard und Haustaube besitzen

relativ großvolumige Lungen und entsprechend geringere relative Luftsackvolumina. Nur zu kurzem Flug befähigte Arten wie Hühnervögel oder Hausperling besitzen relativ kleine Lungen und große Luftsäcke. Die gängige Auffassung in der Literatur (Quiring, 1950; Romer, 1950; Weichert, 1951; Schummer, 1973) ist, daß die Vogellunge ein relativ sehr kleines Volumen habe. Im Gegensatz dazu läßt sich zumindest für die hier untersuchten 3 kleinen Arten feststellen, daß diese Grundannahme falsch ist. Die Lungenvolumina von vergleichbaren, gleichgroßen Vögeln und Säugern sind praktisch die gleichen (Tab. 28). Die funktionelle Differenzierung des Atemapparates der Vögel in die gasaustauschende Lunge und die ventilierenden Luftsäcke demonstriert auf der Basis gleicher Größe die enormen funktionellen Vorteile der Vogellunge gegenüber der Säugerlunge, die während eines Atemzuges nur einen Teil ihres Volumens an Frischluft inspirieren kann. Die Vogellunge kann dagegen während eines einzigen Atemzuges durch die Tätigkeit der Luftsäcke mit einem Mehrfachen ihres Volumens an Luft durchblasen werden.

Die vorderen Luftsäcke sind durch ihre ausschließlichen Anschlüsse an die Ventrobronchien zu einer funktionellen Gruppe zusammenzufassen, ebenso die hinteren Luftsäcke, die stets an den hinteren Hauptbronchus angeschlossen sind. Vergleicht man die Volumenanteile der beiden Gruppen, so nimmt die vordere Gruppe immer das kleinere Volumen ein, ausgenommen bei der Kanadagans. Die Beziehung zwischen den beiden Luftsackgruppen zeigt sich am deutlichsten, wenn man das Volumen der hinteren Luftsäcke als ein Vielfaches der vorderen ausdrückt (Tab. 22). Oberblickt man alle bis jetzt vorliegenden Daten, so findet man bei guten Fliegern eine Veränderung des Verhältnisses zu Gunsten der vorderen Luftsäcke bis zum 1 : 1 Verhältnis. Bei mäßigen bis schlechten

Fliegern nehmen die hinteren Luftsäcke ein Volumen bis zum Zweieinhalbfachen der vorderen ein. Einzig der Veilchenohrkolibri macht als Hochleistungsflieger eine Ausnahme. Mit einem Volumenverhältnis der vorderen zu den hinteren Luftsäcken von 1 : 2 ist er in die Gruppe Haushuhn, Blässhuhn und Rebhuhn zu stellen. Diese Befunde zeigen, daß die funktionellen Differenzen zwischen verschiedenen Vogelfamilien im Hinblick auf die Luftsackgrößen, die im Zusammenhang mit Unterschieden ihres Bronchialanschlusses über die Neopulmo stehen (Duncker, 1971 b, 1972, 1974), noch keineswegs verstanden werden.

Deshalb ist auch ein detaillierter Vergleich der Größe einzelner Luftsäcke bei verschiedenen Arten noch nicht sehr aussagekräftig. Betrachtet man verschiedene Vogelfamilien, so findet man für die vordere Luftsackgruppe auch sämtliche Möglichkeiten der Verschmelzung der einzelnen Luftsäcke. Formen wie Fasan, Höckerschwan, Stockente und Wellensittich zeigen den Grundtypus mit der distinkten Ausbildung paariger cervicalen, des unpaaren clavicularen und paariger cranialer thoracaler Luftsäcke. Beim Truthuhn sind die cervicalen Luftsäcke mit dem Clavicularsack verschmolzen und bei den Singvögeln (Rabenkrähe, Haussperling) findet sich eine Fusion der cranialen thoracalen Luftsäcke mit dem clavicularen Sack. Auf einen zusammenhängenden Luftsackkomplex sind die vorderen Luftsäcke beim Veilchenohrkolibri reduziert durch Verschmelzung sowohl der cervicalen wie der cranialen thoracalen Luftsäcke mit dem großen clavicularen Luftsack. Daß dieser einzige vordere Luftsack aus der Fusion von ursprünglich fünf Luftsäcken hervorging, läßt sich einmal an Hand der bronchialen Verbindungen zur Lunge demonstrieren, da alle ursprünglichen Ostien noch vorhanden sind. Zum anderen spricht auch der relative Anteil des fusionierten clavicularen Luftsackes am Gesamtfüllvolumen dafür, da

er beim Fusionstyp stets ein größeres relatives Volumen besitzt, verglichen mit einem clavicularen Luftsack, der nicht mit den benachbarten Säcken verschmolzen ist.

Die hintere Luftsackgruppe erscheint sehr viel einheitlicher. Es besteht nur eine Ausnahme, und zwar beim Truthuhn, bei dem der caudale thoracale Luftsack fehlt. Sein Anschluß ist funktionell von dem des abdominalen Luftsacks übernommen. Hier liegt keine Verschmelzung vor, sondern eine klare Reduktion. Bei einer Reihe von Arten sind die abdominalen Luftsäcke relativ klein ausgebildet, so beim Höckerschwan und der Rabenkrähe, bei denen die caudalen thoracalen Luftsäcke die dominierenden der hinteren Gruppe sind. Diese Tendenz ist noch stärker ausgeprägt beim Veilchenohrkolibri, bei dem die abdominalen Luftsäcke nur noch rudimentär ausgebildet sind. Das zeigt sich nicht nur an den Silikonkautschukausgüssen, bei denen es sich um eine methodische Unzulänglichkeit durch die Injektion der Tiere in Rückenlage handeln könnte, in der die Eingeweide die Abdominalsäcke komprimieren können. Jedoch auch Injektionen beim Veilchenohrkolibri in Bauchlage führten zu keiner besseren Füllung, und die in situ-Fixation durch Instillation in die Trachea zeigte nur sehr kleine abdominale Luftsäcke bei sehr großen caudalen thoracalen. Deshalb kann auch der sehr geringe Durchmesser des Primärbronchus und der neopulmonalen Parabronchien, die den abdominalen Luftsack anschließen, nicht für die geringe Größe des wirklich minimal ausgebildeten Luftsacks verantwortlich gemacht werden. Stanislaus (1937) erhielt bei Luftsackausgüssen verschiedener Kolibriarten mit Revertex ebenfalls nur geringe Abdominalsackvolumina. Das weist darauf hin, daß bei Kolibris die caudalen, thoracalen Luftsäcke stark vergrößert sind und im Wesentlichen die Funktion der Abdominalsäcke mitübernommen haben.

Die Tracheallänge der Vögel übertrifft diejenige der Säuger um mehr als das Zweieinhalbfache, wie Hinds und Calder (1971) berichten. Ihr Durchmesser ist ca. 1,2 x so groß und insgesamt das Volumen der Vogeltrachea 4 x größer. Zusätzlich kann man den Ergebnissen von Fromm (1972), Otten (1973), Bialas (1976) und Leyhe (1977) entnehmen, daß gute und ausdauernde Flieger höhere Trachealvolumina aufweisen als Arten mit schlechtem Flugvermögen. Die beim Haussperling, beim Wellensittich und beim Veilchenohrkolibri gemessenen Volumina unterstützen diesen Befund. Alle drei Spezies besitzen relativ große Trachealvolumina. Beim Haussperling nimmt die Trachea 1.24 % des Gesamtfüllvolumens ein, beim Wellensittich 1.73 % und beim Kolibri sogar 2.95 %. Menuam und Richards (1975) konnten in ihrer Arbeit über die Thermoregulation der Vögel feststellen, daß für die Wärmeabgabe durch evaporativen Wasserverlust vor allem der obere Teil des Respirationstraktes (Mund-, Nasenhöhle, Trachea und Anfangsabschnitte der Hauptbronchien) verantwortlich sind. Bedenkt man, daß die Vögel während ihrer Flugaktivität große Mengen von Energie in Wärme umsetzen, so ist es leicht vorstellbar, daß die große Trachealoberfläche entscheidend für die Abgabe der überschüssigen Wärme ist.

Das große Volumen der Trachea, das durch die grundsätzlich längeren Hälse der Vögel bestimmt wird, ist als Totraum bei der Gesamtgröße der Luftsäcke leicht zu kompensieren. Ob dem, verglichen mit den Säugern meist größeren Durchmesser für die Erniedrigung des Strömungswiderstandes in der Trachea bei Leistungsatmung im Flug eine Rolle zukommt, kann hier nicht geklärt werden.

Die pneumatischen Räume bilden ein weiteres wichtiges Element im Bauplan der Vögel, das direkt mit dem Atemapparat in Verbindung steht. Für

die Ventilation der Luftsäcke sind die pneumatischen Divertikel ohne Bedeutung, da sie fast alle absolut volumenkonstant sind. Als stoffwechselloses, leichtestes Bauelement füllen Luftsackdivertikel die Spongiosaräume in den Knochen des Rumpfskelets, des Schulter- und Beckengürtels. Luftsackdivertikel sind auch um die Wirbelsäule, um das Femoralgelenk, zwischen Niere und Becken, sowie als substernale Divertikel zwischen Pericard, Leber und Sternum ausgebildet. Ihre Ausdehnung ist bei den verschiedenen Spezies sehr variabel, bei tauchenden Arten fehlen sie sogar ganz. Im allgemeinen zeigen große, gutfliegende Formen eine ausgeprägte Pneumatisation (King, 1966), aber auch kleine gut fliegende Arten weisen eine ausgedehnte Pneumatisation ihres Skeletes auf, bei ihnen ist jedoch der relative Anteil am Gesamtfüllvolumen recht gering. Diese Feststellungen werden durch die Ergebnisse von Fromm (1972) und durch eigene Daten bestätigt. Berechnet man den relativen Anteil der pneumatischen Räume auf der Basis ihrer Maximalfüllungen am Gesamtkörpervolumen, so beträgt er für den Haussperling 0.38 %, für den Wellensittich 1.16 % und für den Veilchenohrkolibri 1.54 %. Als Gewichtsparsnis beim Flug sind diese geringen Volumina zu vernachlässigen. Sie werden durch eine Futteraufnahme sofort kompensiert. Ihr Vorhandensein kann nur als ein Ausdruck der Bindegewebsarmut des Vogelkörpers gedeutet werden.

Die ausschließliche Betrachtung der pneumatischen Räume im engeren Sinn führt zu keiner zufriedenstellenden Beurteilung der Pneumatisation des Vogelkörpers. Die Pneumatisation im weiteren Sinne hat die Aufgabe, das spezifische Gewicht des Vogels herabzusetzen. Diese Funktion erfüllen außer den pneumatischen Räumen auch jene Teile der Luftsäcke, der Luftsackdivertikel zwischen verschiedenen Organen und der nicht-

respiratorischen, dünnwandigen Bläschen an der Lungenoberfläche bei einigen Arten, die für die Ventilation des Atemapparates keine direkte Funktion besitzen und die bei tiefer Expiration nicht geleert werden können. Es sind das die Anteile des Lungen-Luftsacksystems, die über einen Volumenanteil von 15 - 20 % am Gesamtkörpervolumen hinausgehen. Diese Entwicklung hat aber nur eine Bedeutung bei sehr großen Vögeln, wie es die hohen relativen Gesamtfüllvolumina von Höckerschwan und Kanadagans zeigen. Bei ihnen trägt diese Pneumatisation zur Vergrößerung des Bewegungsapparates und damit zur Erhaltung der Flugfähigkeit bei. Diese Pneumatisation bedingt eine Erniedrigung des spezifischen Gewichtes des Vogels, wie Slijper (1967) ausführt, der ein spezifisches Gewicht der meisten fliegenden Vögel von 0.6 mitteilt, wobei er sich wohl vornehmlich auf große Arten bezieht, und nur bei tauchenden Vögeln, z. B. Lappentaucher, eines von ca. 1.0 nennt. Für geringe Körpergrößen besitzen diese Entwicklungen aber keine Bedeutung.

Volumetrischer Aufbau der Lungen

Zur Beurteilung der Leistungsfähigkeit des Atemapparates sind das Gesamtvolumen des Lungen-Luftsacksystems und die Volumina der einzelnen Komponenten nur ein erster Näherungswert. Das betrifft hauptsächlich die Lungen, die nicht nur aus respiratorischem Gewebe, sondern auch aus dem Bronchialsystem, das dem gasaustauschenden Gewebe die Luft zuführt, und aus Blutgefäßen aufgebaut ist. Die Volumenanteile dieser einzelnen Komponenten der Lunge sind von sehr verschiedenen funktionellen Notwendigkeiten bestimmt: Das Bronchialsystem muß einschließlich der Lumina der Parabronchien so dimensioniert sein, daß das gesamte gasaustauschende Gewebe der Lunge auch bei Hochleistung ausreichend ventiliert wird,

so daß die Ventilation keinen limitierenden Faktor darstellt. Gleichzeitig muß das Volumen des Bronchialsystems auf ein absolutes Minimum beschränkt bleiben, um das vorhandene Lungenvolumen optimal mit dem Blut-Luft-Kapillarnetzwerk für den Gasaustausch auszunutzen und damit eine maximale Effizienz der Vogellunge zu erreichen. Einige strukturelle und quantitative Details der Sperling- und der Kolibrilunge zeigen das Wirken dieser beiden Prinzipien.

Volumina der luftführenden Strukturen

Der relative Anteil der Haupt- und Sekundärbronchien bewegt sich bei den bis heute untersuchten Arten mit gutem Flugvermögen um 20 % (Stockente 23.4 %, Mäusebussard 20.4 %). Dem entspricht auch der beim Wellensittich mit 22.85 % gemessenen Volumenanteil der Bronchien. Einen wesentlich geringeren Anteil an Haupt- und Sekundärbronchien besitzen die schlecht fliegenden Hühnervögel mit 8 - 15 %, ebenfalls aber auch die Passeriformes, vertreten durch Rabenkrähe (17.0 %) und Haussperling (11.4 %) und die Trochiliden mit dem Veilchenohrkolibri (11.4 %). Sie weisen nur etwa die Hälfte des Volumenanteils an Haupt- und Sekundärbronchien auf, verglichen mit den großen, ausdauernden Fliegern. Dieser niedrige Wert ist darauf zurückzuführen, daß bei diesen Arten die distalen Abschnitte der Dorsobronchien einen parabronchialen Wandbau mit einem mehr oder weniger mächtigen Mantel aus Blut-Luft-Kapillarnetzwerk besitzen. Diese Dorsobronchien erscheinen in den Lungenscheiben als Parabronchien, denen sie in der volumetrischen Zählung funktionsentsprechend zugerechnet werden. Am weitesten fortgeschritten ist die Parabronchialisierung der Sekundärbronchien beim Veilchenohrkolibri, bei dem die Dorsobronchien bereits vom Ursprung aus dem Primärbronchus an einen Mantel

von respiratorischem Gewebe besitzen. In diesen Anfangsabschnitten der Dorsobronchien erscheinen lediglich die Atrien, die beim Kolibri in den Parabronchien kaum zu erkennen sind, sehr viel prominenter. Vermutlich ist ihre kräftige, glatte Muskulatur für die Regulation des Luftstroms in den Sekundärbronchien mitverantwortlich. Duncker (1971) berichtet, daß bei Hühner- und Singvögel nur die Dorsobronchien diese Umwandlung erfahren haben. Beim Veilchenohrkolibri kommt es sogar zur Entwicklung von respiratorischem Gewebe in der dorsalen Ventrobronchienwand, jedoch nur in den distalen Enden der Ventrobronchien.

Zu den ventilierten Strukturen der Vogellunge müssen auch die Lumina und Atrien der Parabronchien gezählt werden, da sie dem gasaustauschenden Blut-Luft-Kapillarnetz die Luft zuführen. Im Aufbau der Parabronchien aus luftzuführenden Lumina und gasaustauschendem Blut-Luft-Kapillarnetz liegt ein Optimierungsproblem: Einen möglichst hohen Volumenanteil respiratorischen Gewebes bei einem möglichst kleinen, aber noch ausreichende Luftzufuhr garantierenden Anteil von Lumina. Diese Optimierung ist sowohl in der phylogenetischen Entwicklungsreihe wie in der Entwicklung von den 'schlechten' zu den 'guten' Fliegern generell als eine Abflachung der Atrien und somit als eine Reduktion des Lumenanteils zugunsten des respiratorischen Gewebes zu beobachten, meist unter gleichzeitiger Verringerung des Gesamtdurchmessers der Parabronchien. Mit der Abflachung der Atrien wird eine Zone reduziert, die weder der Luftströmung im Parabronchus dient, noch Gasaustausch durchführt, sondern nur die Zwischenschaltung einer zusätzlichen Diffusionsstrecke zwischen Lumen und Luftkapillaren darstellt. Zugleich mit dieser Abflachung wird die das Lumen der Parabronchien auskleidende Muskulatur (Zeuthen, 1942; King und Cowie, 1968, 1969; Duncker, 1971) verringert. Die Infundibula entspringen somit

direkt am Lumen des Parabronchus. Die Kleinvögel ordnen sich in diese Reihe zwanglos ein, sie besitzen die höchsten relativen Anteile am respiratorischen Gewebe und ihre Atrien sind nur noch andeutungsweise ausgebildet. Die Lumina nehmen beim Veilchenohrkolibri 27.9 % des Parabronchialvolumens ein, beim Wellensittich 24.4 % und beim Haussperling 24.0 %. Entsprechend ist der Volumenanteil des Blut-Luft-Kapillarnetzes beim Veilchenohrkolibri mit 60.4 % der kleinste bei den hier untersuchten drei Arten. Vergleicht man diese Werte aber mit denen anderer Arten, so liegt er bei gut fliegenden Arten wie Haustaube und Stockente bei 32.5 % bzw. 37.6 % und steigt zum Höckerschwan und Haushuhn auf 46.3 % bzw. 46.7 % an (Fromm, 1972; Otten, 1973). Verglichen damit ist der Kolibri bereits optimal entwickelt; daß er hinter Wellensittich und Haussperling zurückfällt, dürfte an dem diese Arten übertreffenden Flugstoffwechsel und damit relativ höchsten Atemminutenvolumen liegen. Die Durchströmung der kleinen Parabronchien mit so relativ großen Luftmengen beim Kolibri drückt sich in den relativ weiten Parabronchiallumen ebenso wie in der Reduzierung des Diffusionswiderstandes im respiratorischen Gewebe durch die große Zahl von Infundibula aus.

Die Absolutwerte der Parabronchien- und Lumendurchmesser und der Dicke ihres Mantels aus Blut- und Luftkapillaren bilden für atemphysiologische Interpretationen die notwendigen Daten. Die Ergebnisse dieser Kleinvögel wurden mit den Werten von Haushuhn, Stockente und Rabenkrähe (Fromm, 1972) verglichen und in Tab. 13 zusammengestellt. Die Gesamtdurchmesser der Parabronchien von Haussperling (618 μm), Wellensittich (607 μm) und Kolibri (539 μm) sind alle kleiner als diejenigen von Haushuhn (1400 μm), Stockente (750 μm) und Rabenkrähe (750 μm). Die Parabronchiengesamtdurchmesser der leistungsfähigen Flieger Raben-

krähe und Stockente liegen aber den in dieser Arbeit untersuchten Arten viel näher als dem Haushuhn, das den doppelten Wert besitzt. Der auffallend konstante Lumendurchmesser von ca. 250 μm bei den drei Kleinformen ist wohl Ausdruck eines anatomischen Minimalwertes, der aus strömungsdynamischen Gründen nicht weiter reduziert wird. Bei konstantem Lumendurchmesser und sich verringerndem Gesamtdurchmesser der Parabronchie wird die Manteldicke reduziert. So besitzt der Veilchenohrkolibri mit dem kleinsten Gesamtdurchmesser und bei gleichem Lumendurchmesser wie Haussperling und Wellensittich eine geringere Manteldicke, die auch bei der viel höheren Leistungsatmung eine ausreichende Diffusion in den engen Luftkapillaren gewährleistet.

Die Parabronchien der *Palaeopulmo* werden gleichgerichtet von den Dorsobronchien zu den Ventrobronchien durchströmt (Scheid und Piiper, 1971). Durch den kontinuierlichen Gasaustausch entlang des Parabronchus ist der CO_2 -Gehalt der endparabronchialen Luft hoch und ihr O_2 -Gehalt niedrig. Während der Konvektion der Luft durch die Parabronchien nimmt die Partialdruckdifferenz der Atemgase zwischen Blut und Luft stetig ab und erreicht gegen die Ventrobronchienhin einen Gleichgewichtszustand, bei dem kein Gasaustausch mehr stattfindet. Der Einbau von respiratorischem Blut-Luft-Kapillarnetz in die Wandung der Ventrobronchien wird deshalb im Gegensatz zu den parabronchialisierten Dorsobronchien, in Ruhe kaum eine Verbesserung der Austauschverhältnisse bringen. Wie aber Messungen der Atemfrequenz (Aulie, 1975; Berger und Hart, 1972; Withers, 1977; Berger, 1978) zeigen, wird die Lunge beim Flug vielfach stärker ventiliert. Die Luft strömt zwangsläufig rascher durch die Parabronchien. Es stellt sich die Frage, ob der Austausch im Pa-

rabronchus dann noch das Optimum wie in Ruhe erreicht. Eine Verlängerung der Austauschstrecke könnte unter diesen Bedingungen die Effizienz erhöhen.

Aus diesen Überlegungen stellt sich die Frage, wie die Kleinvögel mit ihren aufgrund der geringen Lungendicken absolut kürzeren Parabronchien zu einem optimalen Gasaustausch kommen trotz ihrer kürzeren Austauschstrecke als bei großen Vögeln. Die kleinen Formen besitzen jedoch engere parabronchiale Lumina, durch die schon durch den höheren Strömungswiderstand weniger Luft langsamer strömt. Das legt die Vermutung nahe, daß die Dimensionierung der Parabronchien so ausgelegt ist, daß zumindest unter Leistungsatmung pro Volumeneinheit des gasaustauschenden Blut-Luft-Kapillarnetzes die gleiche Luftmenge pro Zeiteinheit zur Verfügung gestellt wird, unabhängig von der Lungengröße, um einen optimalen Austausch zu erreichen.

Zur Beurteilung der Funktionstüchtigkeit des Lungen-Luftsacksystems der Vögel ist es sinnvoll, das Volumen der Luftsäcke in Beziehung zu setzen zum Volumen der ventilierten Strukturen in der Lunge (Haupt- und Sekundärbronchien, Lumina und Atrien der Parabronchien). Nur die Luft in den ventilierten Strukturen wird durch die Volumenänderungen der Luftsäcke durch die Atembewegungen gewechselt. Der Wechsel der Luft in den Luftkapillaren mit der in den parabronchialen Lumina strömenden Luft erfolgt nur durch Diffusion (Scheid, 1978). Da für die Frischluftzufuhr die hintere Luftsackgruppe hauptsächlich verantwortlich ist, ist es aufschlußreich, das Volumen der hinteren Luftsäcke zu dem Volumen der ventilierten Bronchien in Beziehung zu setzen. Daraus kann man eine Vorstellung gewinnen, welche Luftmenge, ausge-

drückt als Vielfaches des durchströmten Bronchialvolumens, pro Atemzug durch die Lunge geblasen werden kann. Otten (1973) hat diese Beziehung als 'Ventilationsfaktor' eingeführt (Tab. 22). Gerade bei Kleinvögeln vermittelt er eine recht genaue Vorstellung vom Luftwechsel in der Lunge, da bei ihnen während der Expiration sowohl die caudalen thoracalen Luftsäcke als auch die Abdominalsäcke weitgehend entleert werden können. Otten fand als geringsten Wert ein mindestens fünffaches Volumen der hinteren Luftsäcke, verglichen mit dem Bronchialvolumen. Dieser Wert wurde von keiner der untersuchten Formen unterschritten. So ergibt sich, daß beim Wellensittich das Volumen der ventilierten Strukturen der Lunge vom Volumen der hinteren Luftsäcke 5.7 x übertroffen wird, beim Kolibri 11.2 x und beim Haussperling sogar 14.4 x. Beim Vergleich dieser Daten mit denen der anderen vier Autoren kann der Wellensittich, als ausgezeichneter Flieger, in eine Reihe mit der Haustaube und der Rabenkrähe gestellt werden, der Haussperling fällt mit den Hühnervögeln in eine Gruppe. Hier zeigt sich deutlich die Tendenz, bei zunehmendem Flugvermögen das Volumen der hinteren Luftsäcke zu Gunsten der vorderen zu vermindern, wie schon bei der Diskussion der relativen Luftsackvolumina dargestellt wurde. Ein detailliertes Verständnis fehlt im Augenblick aber, so daß auch der hohe Ventilationsfaktor beim Veilchenohrkolibri, in welchem sich die Größe seiner hinteren Luftsäcke wieder spiegelt, funktionell nicht gegenüber anderen gut fliegenden Arten differenziert werden kann.

Die parabronchialen Lumina werden von dem dichten Maschenwerk aus Blut- und Luftkapillaren umgeben, in dem der Gasaustausch stattfindet. Die Blutkapillaren entspringen von peripher gelagerten Arteriolen, verlaufen nur leicht geschlängelt radiär zum Lumen, wo sie dicht unter

den Atrien in kleinen Venulen gesammelt werden und durch den Mantel wieder an die Peripherie der Parabronchien geführt werden. Vom Lumen der Atrien aus dringen die Infundibula in den Mantel der Parabronchien trichterförmig ein. Von ihnen entspringen die sehr engen Luftkapillaren, die um die Blutkapillaren herum ein dreidimensionales, eng vermaschendes Netzwerk bilden (Duncker, 1971). Der quantitative Aufbau dieses Maschenwerkes determiniert die Leistungsfähigkeit der Vogellunge, ihre Diffusionskapazität.

Das Besondere des volumetrischen Aufbaus des respiratorischen Gewebes bei Sperling, Wellensittich und Kolibri (Tab. 15, 23) liegt darin, daß bei diesen drei kleinen Formen das Luftkapillarvolumen das der Blutkapillaren regelmäßig um das eineinhalb- bis zweifache übertrifft. So besitzen bei annähernd konstantem Gewebsanteil Haussperling und Veilchenohrkolibri einen relativen Luftkapillarvolumenanteil von 54 %, der Wellensittich sogar von 67.3 %. Der prozentuale Anteil der Blutkapillaren beträgt entsprechend für Sperling und Kolibri 36.7 % und für den Wellensittich 26.1 %. Ähnliche Volumenverhältnisse zwischen Blut- und Luftkapillaren berichtet Duncker (1973) sonst nur noch beim Haushuhn. Er generalisiert aufgrund seiner Daten für größere, gut fliegende Formen ein Verhältnis des Volumens der Luftkapillaren zu dem der Blutkapillaren von 1 : 1 und vermutet stärkere Abweichungen davon nur für schlecht fliegende Spezies. Die hier gewonnenen Daten für kleine Vögel zeigen jedoch, daß das relative Volumen der Luftkapillaren in allen Fällen höher ist als das der Blutkapillaren. Es könnte sich hierbei um ein Bauprinzip kleiner Vögel mit absolut kleinen Lungen und, damit einhergehend, kleinen Durchmessern der luftführenden Strukturen in der Lunge handeln. Mit der Reduktion der Luftkapillardurchmesser tritt das

Problem einer für den effizienten Gasaustausch unter Hochleistung ausreichenden Diffusionsgeschwindigkeit auf. Mit der Steigerung des Luftkapillarovolumens nimmt proportional dazu auch die für die Diffusion zur Verfügung stehende Querschnittsfläche zu, was zur Steigerung der Diffusion führen muß. Dank der sehr kleinen Kapillardurchmesser und der innigen Vermaschung ist das zugleich mit einer sehr großen effektiven Austauschoberfläche zwischen Blut- und Luftkapillaren möglich. Diese Interpretation wird gestützt durch den Befund, daß bei kleinen Arten die Infundibula relativ sehr stark vermehrt werden, am ausgeprägtesten beim Veilchenohrkolibri. Ihre zahlreiche Ausbildung ist nur als Gewährleistung optimaler Diffusionsverhältnisse zu verstehen.

Blutvolumen der Lunge

Für die Beurteilung der Leistungsfähigkeit der Vogellunge spielt ihr Blutvolumen eine entscheidende Rolle. Die Sauerstoffaufnahme der Lunge ist die entscheidende Limitierung der Energieproduktion der Muskulatur. Diese Sauerstoffaufnahme hängt ab von der Größe des Blutflusses durch die Lunge, vom Minutenschlagvolumen, von der O_2 -Aufnahmekapazität des Blutes und der arterio-venösen Differenz in der O_2 -Sättigung. Entscheidend ist aber auch die spezielle Struktur und das Volumen des Lungengefäßsystems. Der Anteil der großen Gefäße ist sehr konstant und schwankt bei allen bisher untersuchten Arten im Bereich von 2.2 % bis 5.2 % des Lungenvolumens. In dieser Größe liegen auch die gemessenen Werte für Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri. Die sehr hohen Anteile großer Gefäße beim Fasan (7.2 %) und beim Truthuhn (8.7 %) können im Moment nicht interpretiert werden.

Auch im Anteil der die Parabronchien versorgenden Gefäße (ohne die Kapillaren des Parabronchienmantels) zeichnet sich eine Konstanz ihres Volumens durch alle Vogelordnungen ab. Der Anteil der interparabronchialen Gefäße erstreckt sich von 3.5 % bei der Wachtel bis 6.6 % beim Haussperling. Das Volumen zeigt keine Korrelation zur Leistungsfähigkeit der einzelnen Arten. Eine Ausnahme davon macht nur der Veilchenohrkolibri, der ein doppelt bis dreifach so hohes relatives Gefäßvolumen (11.7 %) besitzt in den dicht gepackten kleinen Blutgefäßen in der Grenzzone zwischen den Parabronchien. Damit ist die Anzahl parabronchialer Blutkapillaren, die von der einzelnen Arteriole entspringen, geringer als bei größeren Arten. Das beinhaltet eine Reduktion des Strömungswiderstandes in den den Kapillaren vorgeschalteten Gefäßen und ist der mit der extremen relativen Herzgröße gegebenen enormen Steigerung des Herzminutenvolumens bei Höchstleistung zugeordnet.

An den lichtmikroskopischen Schnitten von Parabronchien und besonders an den elektronenmikroskopischen Übersichtsaufnahmen des parabronchialen Mantels wurden regelmäßig beim Haussperling und beim Wellensittich konzentrische Hohlräume um die interparabronchialen Gefäße beobachtet. Diese konzentrischen Räume stehen mit den Luftkapillaren in Verbindung und die Gefäße sind durch wenige Septen mit dem umgebenden Blut-Luft-Kapillarnetz verbunden. Im Gegensatz zu diesen beiden Arten wurden sie nie beim Veilchenohrkolibri gefunden. Da das Material dieser Art auf identische Weise verarbeitet wurde, ist ein Schrumpfungsartefakt durch Fixierung und Einbettung auszuschließen. Diese Räume, insbesondere um die interparabronchialen Arterien und Arteriolen, stellen Reserveräume für die Vasodilatation bei Hochleistung dar, die den Gefäßen ausreichend Ausdehnungsmöglichkeit ohne Kompression des Blut-Luft-Kapillar-

netzes bieten. Der Grundumsatz und der Leistungsumsatz der Kolibris liegt, wie neueren Arbeiten (Lasiewski, 1963; Lasiewski und Lasiewski, 1967; Berger und Hart, 1972; Withers, 1977) zu entnehmen ist, nicht höher als bei anderen Kleinvögeln. Ihr bereits sehr großes interparabronchiales Gefäßsystem scheint nach diesen strukturellen Befunden sehr viel starrer zu sein, und sich nicht wesentlich durch Durchmesseränderungen, sondern nur durch Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit auf die hohen Minutenvolumina anzupassen. Vielleicht steht dieses im Zusammenhang mit den sehr häufigen, kurzfristigen Wechseln zwischen Schwirrflyug und ruhigem Sitzen im Geäst.

Das relative Blutkapillarovolumen des respiratorischen Gewebes ist entgegen dem Volumen der großen Gefäße der Lungen und dem relativen Volumen der interparabronchialen Gefäße größeren Schwankungen unterworfen. Es besitzen der Haussperling 36.8 % und der Veilchenohrkolibri 36.7 % Blutkapillarovolumen im respiratorischen Gewebe. Nur der Wellensittich mit 26.1 % und das Haushuhn mit 28.3 % unterschreiten diesen Wert. Alle anderen untersuchten Arten besitzen höhere Werte, mit einem Maximum von 56.3 % beim Blässhuhn. Diese primär erstaunlich geringen Blutkapillarovolumina der Kleinvögel können erst verstanden werden, wenn man sie mit deren Luftkapillarovolumina in Beziehung setzt. Der Gewebsanteil des respiratorischen Gewebes ist relativ konstant. Das hohe Luftkapillarovolumen ist dafür verantwortlich, daß auch bei den sehr engen Luftkapillaren dieser drei kleinen Arten der Gesamtquerschnitt der Luftkapillaren hoch und damit der Diffusionswiderstand niedrig bleibt. Das ist nur dadurch zu erreichen, daß das Blutkapillarovolumen reduziert wurde. Bei großen, gut fliegenden Arten stehen für die Gasdiffusion relativ weitere Luftkapillaren zur Verfügung, so daß bei ihnen das

1 : 1 Verhältnis der Volumina von Blut- und Luftkapillaren verstanden werden kann.

Berechnet man nun aus den relativen Volumenanteilen der großen Lungengefäße, der interparabronchialen Gefäße und der Blutkapillaren den Anteil des Lungengesamtblutvolumens, so ist er bemerkenswert hoch. Er schwankt bei den bislang untersuchten drei Arten zwischen 18.1 % beim Haushuhn und 35.6 % beim Blässhuhn (Duncker, 1973) (Tab. 24). Haussperling und Veilchenohrkolibri ordnen sich mit 31.6 % und 32.4 % am oberen Ende der Reihe ein, während der Wellensittich mit 21.5 % einen mittleren Wert zeigt und in der Gruppe der guten Flieger an der unteren Grenze liegt. Das große relative Lungenblutvolumen ist für die Vögel charakteristisch. Noch typischer für die Vogellunge ist jedoch, daß sich von diesem Blut weit über die Hälfte (58.0 % beim Kolibri bis 80.5 % bei der Rabenkrähe) im Kapillarbett der Lunge befindet, wo es jederzeit für den Gasaustausch zur Verfügung steht.

Diese Sonderstellung der Vogellunge wird noch deutlicher, zieht man zum Vergleich die relativen Gefäßvolumina der Säugerlunge heran. Leider waren aus der Literatur nur vergleichbare Werte für den Menschen (Weibel, 1963, 1970) zu erhalten. Für andere Säuger liegen lediglich Daten aus der gasaustauschenden Region vor, d.h. Größen der Austauschoberfläche, der Schrankendicke und der Diffusionskapazität. In Abb. 18 habe ich Resultate vom Haussperling Daten vom Menschen gegenübergestellt. Die Lunge des Haussperlings besitzt ein nahezu dreimal so großes relatives Gefäßvolumen wie die menschliche Lunge. Der Hauptunterschied liegt aber in der Aufteilung dieses Volumens auf die verschiedenen Gefäßabschnitte. Beim Haussperling entfallen nur rund 33 %

des Blutvolumens auf die größeren Gefäße, währenddem die restlichen 67% des Blutes sich im Kapillarbett befinden und damit am Gasaustausch teilnehmen. Beim Menschen hingegen sind nur ungefähr 15 - 20 % des Lungenblutes in den alveolären Kapillaren und damit jeweils im Austausch. Ganz ähnliche Verteilungen der Blutvolumina finden sich auch in den Lungen der übrigen untersuchten Vogelarten. Geht man von einer gleichen, für die O_2 -Sättigung notwendigen Kontaktzeit des Blutes mit der Luft sowohl bei den Säugern wie bei den Vögeln aus, so können die Vögel aufgrund ihres 4 - 5-fach so großen relativen Kapillarblutvolumens eine gewaltige Steigerung des Lungenminutenvolumens und damit der Austauschleistung erzielen. Das stimmt gut mit der Erhöhung des Basalstoffwechsels auf das 15 - 20-fache beim Flug (Hart and Roy, 1966; Tucker, 1969) überein, während Säuger höchstens eine Relation von 1 : 6 (7) zwischen Ruhe- und Leistungsmetabolismus erreichen.

Austauschoberfläche

Für die Durchmesser der Luftkapillaren bei Vögeln gibt Duncker (1969, 1971 a, b, 1978) Werte zwischen 3 - 10 μm an. Weibel (1963, 1973) und Siegart et al. (1971) haben für die Alveolen der Säuger Durchmesser von 100 μm bis 250 μm bestimmt, Tenney und Remmers (1963) geben als untere Grenze für die Alveolardurchmesser der Säuger 35 μm an. Sie übersteigen damit die Durchmesser der Luftkapillaren der Vögel um eine gute Zehnerpotenz im Minimum. Daraus resultiert für die Vogellunge eine beträchtliche Steigerung der Austauschoberfläche pro Volumeneinheit. Erste richtungsweisende Messungen zur Austauschoberfläche zwischen Blut- und Luftkapillaren hat Duncker (1972) für einige Hühner- vögel, Kanadagans, Höckerschwan, Taube und Rabenkrähe zusammengestellt.

Darüber hinaus existieren in der Literatur nur zwei Werte, von Stanislaus (1937) für Kolibris und Marcus (1928) für die Haustaube. Deren Werte sind aber entweder nur Schätzungen oder wurden methodisch so unzureichend gewonnen, daß sie heute für Vergleiche nicht mehr herangezogen werden können.

Die absolute Größe der Austauschoberfläche gibt wenig Aufschluß über die Austauschkapazität einer Lunge. Erst eine Relation von Austauschoberfläche zum Körpergewicht oder zum respiratorischen Volumen der Lunge ermöglicht eine Abschätzung ihrer Effizienz und vor allem interspezifische Vergleiche. Innerhalb der bisher untersuchten Vogelarten schwankt die Größe der für den Gasaustausch effektiven Luftkapillaroberfläche, berechnet pro mm^3 parabronchiales Blut-Luft-Kapillarnetz, von $188 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ beim Truthuhn bis zu $389 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ beim Veilchenohrkolibri (Tab. 25). Der Wellensittich erreicht mit $301 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ Austauschoberfläche genau den Wert der Haustaube ($302 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$), während der Haussperling etwas darüber liegt mit $326 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$, noch gut vergleichbar der Rabenkrähe mit $298 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$. Die Schwankungsbreite ist, verglichen mit den sehr unterschiedlichen Flugfähigkeiten, Körpergrößen und Stoffwechselparametern der untersuchten Arten, erstaunlich gering. Das weist auf den sehr einheitlichen Bau des Blut-Luft-Kapillarnetzes der Parabronchien hin, der aus den artspezifisch festliegenden Abmessungen der Blut- und Luftkapillaren nur geringe Variationsmöglichkeiten besitzt.

Einen funktionell weitergehenden Aufschluß erhält man erst, wenn man die Gesamtaustauschoberfläche der Lungen in Beziehung setzt zum Körpergewicht. Nach Daten von Duncker (1971) und Otten (1973) besitzt

das Haushuhn, bezogen auf die effektive Austauschoberfläche der Luftkapillaren, $13.6 \text{ cm}^2/\text{g}$ Körpergewicht, der Höckerschwan $39.8 \text{ cm}^2/\text{g}$ und die Taube $40.3 \text{ cm}^2/\text{g}$. Das Blässhuhn besitzt $45.8 \text{ cm}^2/\text{g}$, sehr ähnlich dem Wellensittich mit $48.1 \text{ cm}^2/\text{g}$. Die Rabenkrähe besitzt $58.6 \text{ cm}^2/\text{g}$ und der Haussperling $59.4 \text{ cm}^2/\text{g}$. Damit ist die Größenordnung für gut fliegende Arten klar vom Haushuhn abgesetzt, und auch die Passeriformes mit ihrem grundsätzlich hohen Stoffwechsel heben sich klar ab. Hierbei fällt der Veilchenohrkolibri eindeutig mit seinen $87.1 \text{ cm}^2/\text{g}$ entsprechend seinem extrem hohen Stoffwechsel heraus. Die Größe der Austauschoberfläche läuft also parallel zum O_2 -Verbrauch, wobei kleine Arten stets durch einen höheren Energieumsatz gekennzeichnet sind. In zweiter Linie besteht eine Abhängigkeit vom Flugvermögen.

Außer den hier gewonnenen Werten und den Daten von Duncker (1971) und Otten (1973) gibt es über Austauschoberflächen bei Vögeln nur zwei Angaben in der Literatur, und zwar den von Marcus (1928) geschätzten Wert für die Taube von $175 \text{ cm}^2/\text{g}$ und einen Wert von Stanislaus (1937) für die Austauschoberfläche der Kolibrilunge von $666 \text{ cm}^2/\text{g}$ Körpergewicht. Obwohl nicht die gleiche Art untersucht wurde, weicht der angegebene Wert so massiv von den in dieser Arbeit bestimmten $87 \text{ cm}^2/\text{g}$ ab, daß ein Vergleich sinnlos ist. Die Werte von Marcus und Stanislaus sind wegen methodischer Unzulänglichkeit und Kalkulationsfehlern heute nicht mehr haltbar.

Schrankendicke und Diffusionskapazität

Die Vergrößerung der effektiven Austauschoberfläche zwischen Luftkapillaren und Blutkapillaren ist einer der Wege, den die Vögel eingeschlagen haben, um ihr Gasaustauschsystem höchst effektiv zu gestalten.

ten. Die Austauschkapazität wird aber nicht nur von der Größe der Austauschoberfläche begrenzt, sondern auch von der Dicke der Schranke zwischen Luft und Blut, zu der die Austauschkapazität eine reziproke Funktion ist. Als Folge der festen Verhaftung der Lungen im Thorax sind die austauschenden Strukturen der Blut- und Luftkapillaren starr ausgespannt und erfahren keinerlei Bewegungen und Volumenänderungen. Als Folge ist eine erhebliche Reduzierung der Schrankendicke zwischen Blut und Luft möglich geworden. Vor allem wurde das bindegewebige Interstitium zwischen Epithel und Endothel stark verdünnt und das Luftkapillarepithel hat die wohl geringste anatomisch mögliche Dicke erreicht. Außerdem finden sich im Luftkapillarnetz praktisch nie Epithelkerne, die fast ausschließlich an der Basis der Atrien lokalisiert sind. Zwischen die Blutkapillaren ist nur die dünne epitheliale Zellwand eingezogen. Im Rasterelektronenmikroskop konnten nie Zellgrenzen im Luftkapillarepithel beobachtet werden.

Der Wert $\bar{\tau}_t$ gibt Aufschluß über die mittlere Dicke der Schranke bezogen auf die gesamte Austauschoberfläche des Blut-Luft-Kapillarnetzes. Es ist ausschließlich ein Maß für die Masse des Gewebes, das während des Gasaustausches O_2 konsumiert, sagt uns aber nichts aus über die strukturelle Gestaltung der Schranke, über die Verteilung von dünnen und dicken Bereichen in ihrem Verlauf, da bei der Berechnung des arithmetischen Mittels keine Gewichtung der Einzelwerte vorgenommen wird.

Betrachtet man zunächst die Kleinvögel isoliert, so kann man zwischen den einzelnen Spezies keine markanten Unterschiede entdecken. $\bar{\tau}_t$ bewegt sich bei allen um $0.2 \mu m$ (Tab. 19). $\tau_{tmin.}$, die minimale Dicke, die je Art gemessen wurde, liegt bei $0.065 \mu m$ und stellt vermutlich

ein absolutes Minimum und den geringsten bisher bekanntgewordenen Wert dar. Aus Stabilitätsgründen kann die Dicke der Schranke wohl nicht weiter herabgesetzt werden.

Nur bei King und Molony (1971) finden sich spärliche Angaben zur Gewebsschrankendicke. Sie geben für $\bar{\tau}_t$, für das arithmetische Mittel der Schrankendicke, für das Huhn $0.35 \mu\text{m}$ und für die Haustaube $0.10 - 0.14 \mu\text{m}$ an. Diese Werte sind wegen fehlender Angaben zur Methodik leider nicht vergleichbar. Um die hier nach der Weibel'schen Methode gewonnenen Werte für die drei Arten überhaupt richtig einstufen zu können, wurde ergänzend $\bar{\tau}_t$, $\tau_{t\text{min.}}$ und τ_{ht} bei Haushuhn, Truthuhn, Stockente und Taube bestimmt. Bei der Auswahl dieser Arten für den Vergleich mit den drei Arten dieser Arbeit wurde darauf geachtet, daß sie möglichst unterschiedlich in Bezug auf Flugfähigkeit und Körpergröße sind. Zieht man diese vier Arten in den Vergleich mitein, so zeigt sich eine beträchtliche Schwankungsbreite der Schrankendicke innerhalb der Vögel (Tab. 25). Haushuhn und Truthuhn, beide schlechte Flieger, haben mit $0.494 \mu\text{m}$ und $0.637 \mu\text{m}$ Schrankendicken, die diejenigen von Kleinvögeln um das 2-3-fache übersteigen. Die Haustaube mit $0.315 \mu\text{m}$ und vor allem die Stockente mit $0.240 \mu\text{m}$ besitzen eine Schrankendicke, ähnlich wie der Haussperling und Wellensittich. Die Stockente weist ein sehr niedriges $\bar{\tau}_t$ auf, welches sich gut mit ihrer Flugfähigkeit korrelieren läßt. Leider fehlen bei der Stockente Angaben über Austauschoberfläche und zur prozentualen Verteilung der Blut- und Luftkapillaren im respiratorischen Gewebe. Die übrigen morphometrischen Daten der Stockentenlungen reihen sich widerspruchsfrei unter die gut fliegenden Formen ein. $\tau_{t\text{min.}}$ zeigt bei diesen zusätzlich untersuchten Arten Schwankungen in der gleichen Größenordnung wie ihr $\bar{\tau}_t$.

Für die Abschätzung der Diffusionskapazität ist allerdings die Bestimmung von $\bar{\tau}_t$ und τ_{tmin} . nicht sehr aussagekräftig, da damit über die Ausdehnung von Flächen minimaler und maximaler Dicke der Blut-Luft-Schranke noch nichts ausgesagt ist. Mit der Ermittlung des harmonischen Mittels τ_{ht} erzielt man im Gegensatz zu τ_t eine ihrer Bedeutung für den Gasaustausch entsprechende Gewichtung der dünnen Abschnitte (kleine Zahlen), während den dicken Abschnitten (große Werte) nur wenig Bedeutung zukommt. Das harmonische Mittel der Schranke ist also indirekt ein Maß für die Diffusionskapazität der Membran, da in den dünner ausgebildeten Regionen eine raschere Diffusion der Gase gewährleistet ist als dort, wo die Schranke, z.B. verdickt durch einen Endothelkern, den Atemgasen hohen Widerstand entgegensetzt.

Bestimmt wurden für den Veilchenohrkolibri τ_{ht} mit $0.099 \mu m$ und für den Wellensittich und den Sperling identisch mit $0.118 \mu m$. Die extrem niedrigen Werte von τ_{ht} gestatten es den Passeriformes und anderen kleinen gut fliegenden Arten, äußerst günstige Diffusionswerte zu erreichen und sich damit an die hohen Stoffwechselanforderungen anzupassen. Im Vergleich mit den zusätzlich untersuchten vier Arten zeigt sich wiederum eine beachtliche Variabilität von τ_{ht} , die im Zusammenhang mit den Anforderungen an den Gasaustausch steht. τ_{ht} beträgt beim Truthuhn $0.385 \mu m$, das ist fast der vierfache Wert von τ_{ht} beim Veilchenohrkolibri. τ_{ht} der Stockente liegt, entsprechend den anderen sehr günstigen Schrankendickenwerten, mit $0.133 \mu m$ dem Wert der Kleinvögel sehr nahe.

Der Sauerstoff muß jedoch, um in das Hämoglobin der Erythrocyten aufgenommen zu werden, nicht nur durch die Gewebsschranke zwischen Luft und Blut diffundieren, sondern vom Endothel noch durch das Blutplasma

und die Erythrocytenmembran. Dabei wird die Diffusion von der von Ort zu Ort und von Moment zu Moment im strömenden Blut wechselnden Dicke der Plasmaschicht entscheidend bestimmt. Hier liefert die Ermittlung von τ_{hpl} , dem harmonischen Mittel der Plasmaschicht zwischen Endothel und Erythrocyt an instillationsfixierten Lungen eine Möglichkeit, diesen Faktor abzuschätzen. Die gemessenen Werte sind bei den drei untersuchten Arten mit 0.016 bis 0.018 μ m sehr klein und unterscheiden sich praktisch nicht. Die Erythrocyten sind verhältnismäßig groß und füllen fast den ganzen Kapillarquerschnitt aus. Der Kontakt mit dem Endothel ist deshalb eng, oder liegen Erythrocyten der Kapillarwand dicht an oder ihr Abstand ist nur sehr gering.

Es stellt sich dabei allerdings die Frage, wie zuverlässig die Ermittlung von τ_{hpl} für die Erfassung der räumlichen Beziehung in vivo ist. Es ist möglich, daß durch die Fixierung Erythrocyten am Endothel haften oder bei der Präparation ein Blutverlust stattfindet. Der Hämatokritgehalt ist dann künstlich herabgesetzt und der festgehaltene Zustand widerspiegelt die Vitalverhältnisse nur unzureichend. Einen Hinweis liefert die Bestimmung der Volumenanteile der Erythrocyten als auch ihrer Oberflächen, die individuell mit z. T. mehr als 20 % (Tab. 26) sehr stark ist. Sie geben Anlaß zu einer vorsichtigen Interpretation von τ_{hpl} . Wahrscheinlich ist τ_{hpl} in Wirklichkeit etwas größer. Wegen der im Verhältnis zu den Kapillardurchmessern relativ großen Erythrocyten wird sich der Fehler aber in Grenzen halten.

Um ein Bild der Zuverlässigkeit verschiedener Meßverfahren für $\bar{\tau}_t$ und τ_{ht} zu erhalten, wurden an einem breiten Material die verschiedenen in Material und Methoden beschriebenen Meßverfahren parallel durchge-

führt (Tab. 27). Da die Grundlagen für die Berechnung von $\bar{\tau}_t$ nicht identisch sind und die direkte Messung nicht an denselben Bildern durchgeführt wurde, ist eine gewisse Diskrepanz zwischen den Daten zu erwarten. Sie ist jedoch gering und liegt durchwegs im Bereich der biologischen Streuung von 10 %.

Da τ_{ht} definitionsgemäß eine Gewichtung zu Gunsten der kleinen Werte darstellt, wird durch das logarithmische Meßverfahren das Bestreben zur Herausstreichung der für die Diffusion wichtigen dünnen Barrierenanteile unterstützt und der ohnehin große Zeitaufwand für morphometrische Datenerhebung reduziert. Die beiden linearen Meßverfahren 2) und 3) (siehe Material und Methoden) unterscheiden sich in ihrer biologischen Aussagekraft nicht. Die so gewonnenen Resultate unterschreiten generell die Werte nach dem Meßverfahren 1) um 10 - 20 %. Sie erlauben aber vermutlich die genauere Beurteilung der effektiven Verhältnisse, da besonders bei den Messungen am MOP die Maßstabeinteilung sehr genau ist und auch die dicken Bereiche mit derselben Präzision ausgewertet wurden. Dennoch führen alle drei Verfahren zu vergleichbaren Resultaten und können je nach Fragestellung benützt werden.

Angaben zur physiologischen Diffusionskapazität der Vogellunge sind in der Literatur äußerst spärlich. Scheid und Piiper (1970) haben versucht, allerdings unter vielen hypothetischen Annahmen, die O_2 -Diffusionskapazität der Hühnerlunge abzuschätzen. Es gibt dann nur noch eine weitere physiologische Arbeit zur O_2 -Diffusionskapazität bei der Moschusente von Burger et al. (1979). Die Daten dieser beiden Arbeiten geben aber kaum eine Möglichkeit zum Vergleich mit den hier gewonnenen morphometrischen Daten.

Die morphometrische Bestimmung der Größe der Blut-Luft-Kapillaraustausch-oberfläche, der Oberfläche der Erythrocyten und der Dicke der Diffusionsbarriere in Form der Gewebs- und der Plasmaschicht ermöglichen es nach dem Modell von Weibel (1970/71), die morphologische Membrandiffusionskapazität der Lungen von Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri zu berechnen. Es fehlen allerdings für die Vögel bislang Angaben zum O_2 -Permeationskoeffizienten K für die einzelnen Schrankenkomponenten. Es erscheint aber gerechtfertigt, den Wert der Säuger auf die Vögel zu übertragen. Mehrere Hinweise in der Literatur (Lasiewski und Lasiewski, 1967; Lasiewski und Calder, 1971; Lutz et al., 1974) deuten darauf hin, daß sich die Vögel hinsichtlich vieler physiologischer Grundparameter kaum von den Säugern unterscheiden.

Aufgrund dieser Berechnungen ist die spezifische Membrandiffusionskapazität beim Veilchenohrkolibri ungefähr doppelt so hoch wie beim Haussperling und beim Wellensittich. Dafür ist vor allem die größere effektive Austauschoberfläche der Blut- und Luftkapillaren verantwortlich und nur in geringerem Maße das kleinere T_{ht} . Da es sich bei den in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnissen um die ersten morphometrisch bestimmten Diffusionskapazitäten innerhalb der Klasse der Vögel handelt, können noch keine Aussagen zum Schwankungsbereich der Membrandiffusionskapazität der Vögel gemacht werden. Bei den großen Hühnervögeln dürfte der Wert für die Diffusionskapazität aufgrund der vorhandenen Daten höchstens 20 % des für den Kolibri angegebenen Wertes betragen.

Vergleich Vögel - Säuger

Die erheblichen funktionellen Vorteile für den Gasaustausch, die auf dem speziellen Bau der Vogellunge beruhen, werden erst im Vergleich der funktionell wichtigen Parameter mit denen der Säugerlunge voll ersichtlich. Damit erhalten wir auch eine Antwort auf die Frage, wie leistungsfähig unterschiedliche Konstruktionsprinzipien des Organs Lunge in der Lösung des Gasaustauschproblems sind. Auf der einen Seite steht die homogen aufgebaute Lunge der Säuger, die gleichzeitig Ventilations- und Austauschfunktion bewältigt. Auf der anderen Seite steht der Atemapparat der Vögel, der in eine starre Lunge für den Gasaustausch und dünnwandige Luftsäcke für die Ventilation der Lunge differenziert ist.

Für Säugerlungen liegen eine Reihe morphometrischer Untersuchungen vor (Siegwart et al., 1971; Geelhaar und Weibel, 1971; Forrest und Weibel, 1975; Gehr et al., 1978; Gehr im Druck), die sich von den Spitzmäusen bis zum Menschen erstrecken. Da die Untersuchungen dieser Arbeit an den drei Vogelarten mit gleicher morphometrischer Methodik durchgeführt wurden wie die Bestimmungen an den Säugerlungen, sind beste Voraussetzungen für einen Vergleich gegeben. Da das Schwergewicht der Untersuchungen an den Säugerlungen auf der Bestimmung der Austauschoberfläche, der Schrankendicke und der morphologischen Membrandiffusionskapazität liegt, wird sich der Vergleich zwischen Säuger- und Vogellunge wesentlich auf diese Größen beziehen.

Um die Unterschiede im Lungenaufbau der Säuger und Vögel prägnant herauszustellen, wurde jede der hier untersuchten Arten einem entsprechend großen und vom Metabolismus her vergleichbaren Säuger gegenübergestellt. Der Haussperling wird mit der Hausmaus, der Wellen-

sittich mit *Crociodura flavescens*, einer afrikanischen Spitzmaus, und der Veilchenohrkolibri mit *Sorex spec.* vergleichen (Tab. 28). Die Daten für *Crociodura flavescens* und *Sorex spec.* sind einer noch nicht veröffentlichten Tabelle von Gehr (im Druck) entnommen. Vogel (1976) hat in Analysen des Energieverbrauchs europäischer und afrikanischer Spitzmäuse festgestellt, daß die afrikanischen *Crociodurinae* im Gegensatz zu den europäischen *Soricinae* durch eine verhältnismäßig niedrige Metabolismusrate gekennzeichnet sind. Damit repräsentieren diese beiden als Vergleichstiere ausgewählten Spitzmausarten nicht nur Körpergewichtsunterschiede, die genau denen von Wellensittich und Kolibri entsprechen, sondern auch ihnen entsprechende Unterschiede in der Stoffwechselgröße.

Bei der Interpretation der Daten der Tabelle ist folgender Punkt zu beachten: Die alveolare Austauschoberfläche einer Säugerlunge ist während des normalen Ablaufes nie vollständig entfaltet, was nur bei maximaler Inspiration auftritt. Die effektive Austauschoberfläche der Alveolen hängt vom Inspirationsvolumen ab. Gil und Weibel (1972) und Weibel (1973) berichten, daß die am Austausch beteiligte Oberfläche beim Menschen bei Atemmittellage nur 50 - 75 % der gesamten epithelialen Oberfläche der Alveolen ausmacht. Die anatomisch zur Verfügung stehende Austauschoberfläche wird also durch die Volumenänderungen der Lunge wechselnd stark reduziert. Die an instillationsfixierten EM-Präparaten morphometrisch bestimmten Werte der Austauschoberfläche der Säugerlunge stellen deshalb Maximalwerte dar, die nur bei tiefer Inspiration zur Verfügung stehen. Beim Vogel mit seiner volumenkonstanten Lunge und den starr ausgespannten Luftkapillaren existieren keine vitalen Schwankungen der Oberflächengröße. Bei den Vögeln wird aber

zwischen der totalen und der effektiven Austauschoberfläche unterschieden. Durch Bereiche, in denen Luft- an Luftkapillaren und Blut- an Blutkapillaren liegen und in denen kein Gasaustausch stattfindet, vermindert sich die totale zur effektiven Austauschoberfläche um einen Wert von 10 - 15 % der gesamten Austauschoberfläche.

Zum Vergleich wurden nun die in der Literatur mitgeteilten Maximaloberflächen der Alveolen der Säuger den totalen Luftkapillaroberflächen der Vögel gegenübergestellt, die beide über den effektiven Austauschoberflächen liegen, aber die gesamten Epitheloberflächen zueinander in Beziehung setzen. Das gleiche Verfahren wurde auch für den Vergleich der Oberflächen der Blutkapillaren angewandt.

Generell läßt sich feststellen, daß die Vogellunge regelmäßig die sehr viel besseren funktionellen Parameter aufweist. In Relation zum Körpergewicht wie auch in Beziehung zum Volumen der respiratorisch tätigen Region der Lunge verfügt sie über eine 2 - 4 mal so große Austauschoberfläche wie die Lunge der entsprechenden Säuger. Der Mensch, der vermutlich eine sehr geringe relative Austauschoberflächengröße unter den Säugern vertritt, besitzt nur 1/37 der relativen Austauschoberfläche des Kolibris. Verglichen mit den 'besten' Spitzmäusen besitzt der Mensch allerdings ebenfalls nur 1/13 der Oberflächengröße. Je nach Energieumsatz, der i. a. für kleine Arten höher ist, schwanken also die Werte für die relative Größe der Austauschoberfläche innerhalb der Säuger um einen Faktor 10 - 13. Bei den Vögeln ist die Schwankungsbreite geringer. So besitzt z. B. der Veilchenohrkolibri eine Austauschoberfläche der Luftkapillaren /g Körpergewicht, die das 6.4 fache derjenigen des Haushuhns darstellt.

Ebenso wie die Vögel stets größere Austauschoberflächen als vergleichbare Säuger aufweisen, besitzen sie meist dünnere Blut-Luft-Schranken als die Säuger. Die niedrigsten Werte sind von den Spitzmäusen bekannt (Gehr im Druck), bei denen die Etruskerspitzmaus mit einem $\bar{\tau}_t$ von 0.50 μm und τ_{ht} von 0.23 μm das bisher bekannte Minimum demonstriert. Die Werte liegen in der gleichen Größenordnung wie diejenigen vom Haushuhn (0.49 μm , resp. 0.29 μm), das schon aufgrund der Körpergröße wie auch in Folge schlechten Flugvermögens, eine viel geringere Stoffwechselaktivität aufbringt. Das Truthuhn ($\bar{\tau}_t = 0.64 \mu\text{m}$, resp. $\tau_{ht} = 0.32 \mu\text{m}$) und Neomys fodiens ($\bar{\tau}_t = 0.67 \mu\text{m}$, resp. $\tau_{ht} = 0.29 \mu\text{m}$) weisen ebenfalls sehr ähnliche Werte auf. Die leistungsfähigste Säugerlunge besitzt ungefähr die gleiche Schrankendicke wie die Vogellunge mit der geringsten Austauschleistung. Die Variabilität der Schrankendicke ist innerhalb der Gruppe der Säuger etwa gleich groß wie bei den Vögeln. Sie überstreicht einen Bereich von $\bar{\tau}_t = 0.50 \mu\text{m}$ (*Suncus etruscus*) bis zu $\bar{\tau}_t = 2.22 \mu\text{m}$ (*Homo sapiens*), resp. $\tau_{ht} = 0.23 \mu\text{m}$ bis 0.62 μm . Die wenigen Vogeldata bewegen sich für $\bar{\tau}_t$ zwischen 0.18 μm (Veilchenohrkolibri) und 0.64 μm (Truthuhn), für τ_{ht} zwischen 0.10 μm und 0.32 μm . Beim Vergleich von Säugern und Vögeln ähnlicher Körpergewichte und Metabolismusraten zeigen die Säuger ungefähr den 5 fachen Wert von $\bar{\tau}_t$, der bei den Vögeln gemessen wurde und den 3 - 4 fachen Wert von τ_{ht} .

Drückt man τ_{ht} in Prozent von $\bar{\tau}_t$ aus (Tab. 25), so fällt auf, daß τ_{ht} bei den Vögeln meist 50 bis 55 % von $\bar{\tau}_t$ beträgt. Bei den Säugern schwankt τ_{ht} zwischen 24 und 33 % von $\bar{\tau}_t$. Das bedeutet, daß bei vielen Säugerfamilien, ausgenommen bei den Spitzmäusen (49 % von $\bar{\tau}_t$), die Schranke über weite Strecken relativ dick ist, denn τ_{ht} differiert umso mehr von $\bar{\tau}_t$, je weniger geringe Schrankendicken gemessen werden.

Bei den Vögeln hingegen überwiegen die dünnen Schrankenbereiche. Die dicke Schranke der Säuger ist teils auf das vermehrte Vorkommen von Kernen in der austauschenden Region zurückzuführen, hauptsächlich aber auf ihr dicker ausgebildetes Interstitium. Gehr et al. (1978) geben für das extrem ausgeprägte Interstitium des Menschen 56 % der gesamten Barrierendicke an. Der höhere Anteil des Interstitiums an der Blut-Luft-Schranke bei den Säugern wird verständlich, wenn man die gewaltigen Volumenänderungen der Säugerylunge während eines Atemzuges denkt. Das bindegewebige Interstitium ist für die Zugfestigkeit des Lungengewebes bei der Entfaltung verantwortlich. Für die Vögel liegen bis jetzt keine differenzierten Messungen zu den Einzelkomponenten der Schranke (Epithel, Interstitium, Endothel) vor. Aus vielfachen Beobachtungen kann aber die außerordentlich dünne Ausbildung des Interstitiums belegt werden, die mechanisch möglich ist, da die Vogellunge keinerlei Bewegungen und Volumenänderungen unterworfen ist.

Die Vorteile der Vergrößerung der Austauschoberfläche und der Reduktion der Schrankendicke für die Diffusion der Gase zeigen sich erst bei der Berechnung der spezifischen Membrandiffusionskapazität: Die Vögel besitzen durch die Konstruktionseigentümlichkeiten ihrer Lungen eine Diffusionskapazität, die die vergleichbarer Säuger um den Faktor 4.6 bis 8.5 übertrifft und dadurch die Leistungsfähigkeit der Lunge gewaltig steigert.

Nach den Untersuchungen von Geelhaar und Weibel (1971) an der japanischen Tanzmaus ändert sich auch die Diffusionskapazität der Lunge proportional zum O_2 -Verbrauch. Wie Tab. 28 zu entnehmen ist, unterscheiden sich die entsprechenden Vogel- und Säugerspezies im O_2 -Verbrauch

bei Ruhe nicht nennenswert. Deshalb ist anzunehmen, daß es sich bei dem festgestellten Unterschied in der Diffusionskapazität um eine Anpassung an Anforderungen bei Höchstleistung wie dem Flug handelt. Diese bei vielen Vogelarten vorhandene hohe Leistungsfähigkeit der Lungen macht erst Langzeitflüge beim Zug oder Flüge in Höhen bis zu 8000 - 9000 m Höhe (Meinertzhagen, 1955; Swan, 1970; Stewart, 1978) möglich. Während ein Säuger seinen Ruhestoffwechsel bei Extremleistungen maximal auf das 6 - 7 fache steigern kann, so *Peromyscus* auf das 6.4 fache des Basalstoffwechsels (Berger und Hart, 1972), andere kleine Säuger auf den 7 fachen Basalstoffwechsel (Pasquis et al., 1970), belegen physiologische Messungen an Vögeln eine Erhöhung des Basalstoffwechsels auf das 10 - 20 fache (Berger und Hart, 1972). Für den Veilchenohrkolibri hat Berger (1974) während des Fluges unter Normaldruck einen 14 fachen Basalstoffwechsel gemessen. Die Umsatzsteigerung ist also bei den Kolibris mindestens doppelt so hoch wie bei den Säugern. Dabei ist die Flugmuskulatur, die mehr als 1/4 des Gesamtkörpergewichtes beträgt, der Energiehauptverbraucher. Die gesteigerte Membrandiffusionskapazität der Vogellunge vermag vielleicht auch den hohen Diffusionswiderstand in den engen Luftkapillaren zu kompensieren. Scheid (1978) betont, daß der Widerstand gegen die durch die Luftkapillaren diffundierenden Gase nur bei Aktivität als Limitationsfaktor in Frage kommt, währenddem er in Ruhe vernachlässigt werden kann.

Die morphometrischen Daten zur Membrandiffusionskapazität bei Vögeln dürften vermutlich eher den physiologischen Messungen entsprechen als diejenigen der Säuger, wo eine beachtliche Diskrepanz zwischen den errechneten morphometrischen und niedrigeren gemessenen physiologischen Resultaten besteht (Haab et al., 1964; Piiper et al., 1969). Für die

behandelten Vogelspezies fehlen jegliche Literaturangaben von Werten der physiologischen Diffusionskapazität.

Das spezielle Konstruktionsprinzip des Atemapparates der Vögel mit der aus starren Röhren aufgebauten volumenkonstanten Lunge und ihrer Belüftung durch das Blasebalgsystem der Luftsäcke bietet den Vögeln die Voraussetzungen zur Steigerung der Austauschleistung der Lunge auf ein Maximum zu langzeitiger Höchstleistung im Flug, ja sogar in großer Höhe:

- 1) Mehrfacher Wechsel des Luftvolumens der Lunge während eines Atemzuges
- 2) Ausbildung von sehr kleinen Luftkapillaren ($3 - 10 \mu\text{m}$) und damit eine gewaltige Steigerung der Austauschoberfläche bis zu einer Zehnerpotenz gegenüber den Säugern
- 3) Minimierung der Blut-Luft-Schranke, hauptsächlich durch Reduktion des Interstitiums ohne Stabilitätsverlust und Verlagerung der Epithelkerne zur Peripherie des Kapillarnetzes
- 4) Hoher Blutanteil am Lungenvolumen, im Besonderen Vermehrung des Kapillarblutvolumens: Über 50 % des Lungenblutes im Kapillarbett und damit im Gasaustausch.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Lungen-Luftsacksystem, unabhängig von seiner Gesamtgröße, auch quantitativ sehr strengen Gesetzmäßigkeiten folgt. Die geringe Variabilität der quantitativen Zusammensetzung ist Ausdruck von Baueigentümlichkeiten der Vogellunge, die in vielen einzelnen Parametern funktionell bestimmt sind, so die Durchmesser der Parabronchien und Luftkapillaren. Innerhalb dieser funktionell bestimmten Baugesetzmäßigkeiten lassen verschiedene systema-

tische Zugehörigkeit, unterschiedliche Leistungsfähigkeit und Körpergröße der einzelnen Arten nur noch geringe Abwandlungen zu. Die hochentwickelte Vogellunge ist eine notwendige Grundvoraussetzung für die Entwicklung des Fluges. Er beruht als typische Fortbewegungsform der Vögel aber nicht auf einzelnen qualitativen oder quantitativen Parametern des Vogelbauplanes, sondern er kann nur aus der für diese Ordnung charakteristischen Kombination einer großen Zahl von Einzelfaktoren verstanden werden, von denen die Vogellunge nur einer ist.

Zusammenfassung

Bei den drei Kleinvogelarten Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri wurden gemessen an Silikonkautschukausgüssen die Volumina der Lungen und der Luftsäcke, an makroskopischen Lungenscheiben die Volumenanteile der Haupt- und Sekundärbronchien, der großen Gefäße und des parabronchialen Gewebes, an histologischen Schnitten die Volumenzusammensetzung der Parabronchien aus Lumina und Atrien, aus größeren Gefäßen und aus Blut-Luftkapillarnetz, und an elektronenmikroskopischen Bildern der prozentuale Aufbau des Blut-Luftkapillargewebes aus Blut- und Luftkapillaren und aus Gewebe, ferner die Austauschoberfläche von Blut- und Luftkapillaren, die Schrankendicke zwischen Luft und Blut sowie die morphologische Membrandiffusionskapazität. Weiter wurde das Gesamtkörpergewicht, das Restkörpergewicht sowie die Frischgewichte von Flugmuskulatur, Herz und Lunge bestimmt. Diese bei den drei Arten durchgeführten Messungen ergaben, daß das Gesamtvolumen des Lungen-Luftsacksystems 14 - 22 % des Gesamtkörpervolumens einnimmt. Davon nehmen die Lungen 12 - 19 % ein, das sind 2.3 - 2.9 % des Gesamtkörpervolumens. Die Lungenvolumina von vergleichbaren, gleichgroßen Vögeln und Säugern sind somit praktisch identisch. Die Vogellunge kann aber während eines einzigen Atemzuges durch die Tätigkeit der Luftsäcke mit dem 5 - 8 fachen ihres Volumens durchströmt werden, während die Säugerlunge während eines Atemzuges nur einen Teil ihres Volumens an Frischluft inspirieren kann. In der Lunge finden sich beim Haussperling 67 %, beim Wellensittich 62 % und beim Veilchenohrkolibri 58 % des Blutes im Kapillarbett und sind damit am Gasaustausch beteiligt. Dieses Volumen ist gegenüber Säugern 4 - 5 mal vergrößert und erlaubt eine gewaltige Steigerung der Austauschleistung. Die Lungen der drei Arten verfügen zudem, sowohl in Relation zum Körpergewicht wie auch

in Abhängigkeit vom Volumen der respiratorisch tätigen Region der Lunge, mit $61 \text{ cm}^2/\text{g}$, resp. $380 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ beim Wellensittich bis zu $99 \text{ cm}^2/\text{g}$, resp. $443 \text{ mm}^2/\text{mm}^3$ beim Veilchenohrkolibri über eine 2 - 4 mal so große Austauschoberfläche wie die Lunge der entsprechend großen Säuger. Durch die zusätzliche Reduktion der Schrankendicke zwischen Blut und Luft auf $1/5$ erreichen Haussperling, Wellensittich und Kolibri Membrandiffusionskapazitäten der Lunge, bezogen auf das Körpergewicht, von 0.159 (Haussperling), 0.122 (Wellensittich) und $0.271 \text{ ml O}_2/\text{mm Hg min g}$ (Veilchenohrkolibri). Diese Kapazitäten übersteigen die entsprechenden Säugerwerte um rund eine Zehnerpotenz. Unter Einbeziehung morphometrischer Daten anderer Vogelarten konnte im Vergleich mit einer Reihe von Säugern gezeigt werden, daß die niedrigsten Austauschwerte, die wir von Vögeln kennen, höher liegen als alle Werte, die inzwischen von Säugern bekannt sind.

Literaturverzeichnis

- Akester, A.R. (1960): The comparative anatomy of the respiratory pathways in the domestic fowl (*Gallus domesticus*), pigeon (*Columba livia*), and domestic duck (*Anas platyrhynchos*). *J. Anat.* (Lond.) 94, 487-505
- Altman, Ph.L. and Dittmer, D.S. (1970): *Respiration and Circulation*. pp. 233-253. Bethesda
- Altman, Ph.L. et al. (1958): *Handbook of respiration*. pp. 22-26. Saunders. Philadelphia
- Aulie, A. (1975): Two respiratory patterns in the budgerigar during flight at different ambient temperatures. *Comp. Biochem. Physiol.* 52, A, 81-84
- Baer, M. (1896): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. *Z. wiss. Zool.* 61, 420-498.
- Baroke, K. (1942): Die Anfertigung von Metallinjektionen von Vögeln und Luftsäcken mit Wood'scher Legierung. *Rundschrift f. Präparat.* Folge 22, 1-3
- Berger, M. (1974): Energiewechsel von Kolibris beim Schwirrflug unter Höhenbedingungen. *J. Ornithol.* 115, 273-288
- (1978): Ventilation in the hummingbird *Colibri coruscans* during altitude hovering. In: *Respiratory function in birds, adult and embryonic* p. 85, Springer-Verlag Berlin-Heidelberg-New York
- and Hart, J.S. (1972): Die Atmung beim Kolibri *Amazilia fimbriata* während des Schwirrfluges bei verschiedenen Umgebungstemperaturen. *J. Comp. Physiol.* 81, 363-380
- , Hart, J.S. and Roy, O.Z. (1970): Respiration, oxygen consumption and heart rate in some birds during rest and flight. *Z. vergl. Physiol.* 66, 201-214

- Bialas, A. (1976): Volumetrie des Lungen-Luftsacksystems von Truthuhn, Jagdfasan und Europäischer Wachtel. Vet.-Med. Diss. Gießen
- Bouverot, P. and Dejours, P. (1971): Pathway of respired gas in the air sac-lung apparatus of fowl and ducks. Respir. Physiol. 13, 330-342
- Bretz, W.L. and Schmidt-Nielsen, K. (1971): Bird respiration: flow patterns in the duck lung. J. exp. Biol. 54, 103-118
- - (1972): The movement of gas in the respiratory system of the duck. J. exp. Biol. 56, 57-65
- Burger, R.E. et al. (1979): Gas exchange in the parabronchial lung of birds: experiments in unidirectionally ventilated ducks. Respir. Physiol. 36, 19-37
- Calder, W.A. (1968): Respiratory and heart rates of birds at rest. Condor 70, 358-365
- Conover, W.J. (1971): Practical nonparametric statistics. John Wiley and Sons Inc. New York-London-Sydney-Toronto
- Duncker, H.-R. (1968 a): Der Bronchialbaum der Vogellunge. 62. Verh. Anat. Ges. Marburg 1967, Erg.-H. zu Anat. Anz. 121, 287-292
- (1968 b): Der Lungenbau der Vögel und ihre Luftsäcke. 62. Verh. Anat. Ges. Marburg 1967, Erg.-H. zu Anat. Anz. 121, 597-598
- (1969): Bautypen der Parabronchien der Vogellunge. 63. Verh. Anat. Ges. Leipzig 1968. Erg.-H. zu Anat. Anz. 125, 297-302
- (1970): Die Vogellunge - Palaeopulmo und Neopulmo. 64. Verh. Anat. Ges. Homburg/Saar 1969, Erg.-H. zu Anat. Anz. 126, 491-496
- (1971 a): Die Austauschoberfläche der Vogellunge. Quantitative Untersuchungen. Verh. Anat. Ges. 65, 373-375
- (1971 b): The lung air sac system of birds. Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. 45 /6, 1-171

- (1972): Structure of the avian lungs. *Respir. Physiol.* 14, 44-63
 - (1973): Der quantitative Aufbau des Lungen-Luftsacksystems der Vögel. *Verh. Anat. Ges.* 67, 197-204
 - (1974): Structure of the avian respiratory tract. *Respir. Physiol.* 22, 1-19
 - (1978): General morphological principles of amniotic lungs. In: *Respiratory function in birds, adult and embryonic.* ed. by J. Piiper. p. 2, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York
 - Die funktionelle Anatomie des Lungen-Luftsacksystems. In: A, Mehner, *Hdb. d. Geflügelphysiologie*, Fischer Jena, im Druck
 - , Haufe, E. und Schlüter, O. (1964 a): Die Darstellung der Lungen und Luftsäcke der Vögel. Teil I. *Präparator* 10, 9-16
 - und Schlüter, O. (1964 b): Die Darstellung der Lungen und Luftsäcke der Vögel. Teil II. *Präparator* 10, 48-60
- Fedde, M.R., Burger, R.E. and Kitchell, R.L. (1963): Localization of vagal afferents involved in the maintenance of normal avian respiration. *Poultry Sci.* 42, 1224-1236
- , deWet, P.D. and Kitchell, R.L. (1969): Motor unit recruitment pattern and tonic activity in respiratory muscles of *Gallus domesticus*. *J. Neurophysiol.* 32, 995
- Forrest, J.B. and Weibel, E.R. (1975): Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. VII. The normal guinea pig lung. *Respir. Physiol.* 24, 191-202
- Fraenkel, G. (1934): Der Atmungsmechanismus der Vögel während des Fluges. *Biol. Zentralbl.* 54, 96-101
- Fromm, J. (1972): Volumetrie des Lungen-Luftsacksystems von Rabenkrähe, Haushuhn und Stockente. *Med. Diss. Hamburg*

- Geelhaar, A. and Weibel, E.R. (1971): Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. III. The effect of increased oxygen consumption in Japanese Waltzing Mice. *Respir. Physiol.* 11, 354-366
- Gehr, P. et al. (1978): Adaptation of the growing lung to increased V_{O_2} : III. The effect of exposure to cold environment in rats. *Respir. Physiol.* 32, 345-353
- , Sehovic, S., Burri, P., Claassen, H. and Weibel, E.R.: The lung of shrew: Morphometric estimation of diffusing capacity. *Respir. Physiol.*, im Druck
- Gil, J. and Weibel, E.R. (1972): Morphological study of pressure - volume hysteresis in rat lungs fixed by vascular perfusion. *Respir. Physiol.* 15, 190-213
- Greenwalt, C.H. (1960): Dimensional relationships for flying animals. *Smiths. Misc. Coll.* 144, Nr. 2
- Groebbels, F. (1932): *Der Vogel*. Bd. I, Atmungswelt und Nahrungswelt. Berlin
- Haab, P., Duc, G., Stucki, R. und Piiper, J. (1964): Les échanges gazeux en hypoxie et la capacité de diffusion pour l'oxygène chez le chien narcotisé. *Helv. Physiol.* 22, 203-227
- Hart, J.S. and Berger, M. (1972): Energetics, water economy and temperature regulation during flight. *Proc. XV. Int. Orn. Congr.* The Hague 1970, 189-199, Leiden
- Hartman, F.A. (1961): Locomotor mechanisms of birds. *Smiths. Misc. Coll.* 143, Nr. 1, 1-91
- Hazelhoff, E.H. (1951): Structure and function of the lung of birds. *Poultry Sci.* 30, 3-10
- Hennig, A. (1956): 1) Bestimmung der Oberfläche beliebig geformter Körper. *Mikroskop* 11, 1-20

- 2) Inhalt einer aus Papillen oder Zotten gebildeten Fläche.
Mikroskop. 11, 206-213
- (1958): Kritische Betrachtungen zur Volumen- und Oberflächenmessung
in der Mikroskopie. Zeiss Werkzeitschrift Nr. 30, 78-86
- Herzog, K. (1968): Anatomie und Flugbiologie der Vögel. Stuttgart
- Hinds, D.S. and Calder, W.A. (1971): Tracheal dead space in the respira-
tion of birds. *Evolution* 25, 429-440
- Kendeigh, S.C. (1944): Effect of air temperature on the rate of energy
metabolism in the English Sparrow. *J. exp. Zool.* 96, 1-16
- King, A.S. (1966): Structural and functional aspects of the avian lungs
and air sacs. *Int. Rev. Gen. Exp. Zool.* 2, 171-267
- and Cowie, A.F. (1968): On the bronchial muscle of birds.
J. Anat. (Lond.) 102, 576
- - (1969): The functional anatomy of the bronchial muscle of the bird.
J. Anat. (Lond.) 105, 323-336
- and Molony, V. (1971): The anatomy of respiration. p. 93. Aus:
Bell, D.J. and Freeman, B.M. Eds.: *Physiology and biochemistry
of the domestic fowl*, Vol. I. New York: Academic Press
- and Payne, D.C. (1962): The maximum capacities of the lungs and
air sacs in *Gallus domesticus*. *J. Anat. (Lond.)* 96, 495-503
- Klatt, B. (1928): Vergleichende Untersuchungen an Caniden und Pro-
cyaniden. *Zool. Jahrb.* 45, 217-292
- Lasiewski, R.C. (1963): Oxygen consumption of torpid, resting, active
and flying hummingbirds. *Physiol. Zool.* 36, 122-140
- and Calder, W.A. (1971): A preliminary allometric analysis of
respiratory variables in resting birds. *Respir. Physiol.* 11, 152-166
- and Dawson, W.R. (1967): A re-examination of the relation between
standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69, 13-23

- and Lasiewski, R.J. (1967): Physiological responses of the blue-throated and Rivoli's hummingbirds. *Auk* 84, 34-48
- , Hubbard, S.H. and Moberly, W.R. (1964): Energetic relationships of a very small passerine bird. *Condor* 66, 212-220
- Leyhe, K.-J. (1977): Volumetrie des Lungen-Luftsacksystems von Kanadagans, Mäusebussard und Rebhuhn. Vet.-Med. Diss. Gießen
- Löer, (1911): Vergleichende Untersuchungen über die Masse und Proportionalgewichte des Vogelherzens. *Arch. ges. Physiol.* 140, 298-324
- Lorenz, K. (1933): Beobachtetes über das Fliegen der Vögel und über die Beziehungen der Flügel - und Steuerform zur Art der Flügel. *J. Orn.* 81, 107-237
- Lutz, P.L. et al. (1974): Oxygen affinity of bird blood. *Respir. Physiol.* 20, 325-330
- Marcus, H. (1928): Lungenstudie. V. Vergleichende Untersuchungen über die respiratorische Oberfläche und ihr Verhältnis zum Körpergewicht. *Gegenbaurs morphol. Jb.* 59, 561-566
- Martens, J. (1971): Zur Kenntnis des Vogelzuges im nepalischen Himalaya. *Vogelwarte* 26, 113-128
- Mathieu, O., Claassen, H. and Weibel, E.R. (1978): Differential effect of glutaraldehyd and buffer osmolarity on cell dimensions: A study on lung tissue. *J. Ultrastruct. Res.* 63, 20-34
- Meinertzhagen, R. (1955): The speed and altitude of bird flight (with notes on other animals). *Ibis* 97, 81-117
- Menuam, B. and Richards, S.A. (1975): Observations on the sites of respiratory evaporation in the fowl during thermal panting. *Respir. Physiol.* 25, 39-52
- Niethammer, G. (1953): Vogelwelt Boliviens. *Bonn. Zool. Beitr.* 4, p. 243

- Otten, G. (1973): Volumetrie des Lungen-Luftsacksystems von Haustaube, Blässhuhn und Höckerschwan. Med. Diss. Hamburg
- Parrot, C. (1893): Ueber die Größenverhältnisse des Herzens bei Vögeln. Zool. Jb. VII. Abth. f. Syst. 509
- Pasquis, P. et al. (1970): Maximal oxygen uptake in four species of small mammals. *Respir. Physiol.* 9, 298
- Piiper, J., Huch, A., Koetter, D. and Herbst, R. (1969): Pulmonary diffusing capacity at basal and increased O_2 uptake levels in anesthetized dogs. *Respir. Physiol.* 6, 219-232
- Portman, A. (1950): Les organes respiratoires. In: Grassé, *Traité de Zoologie*, t. XV, Oiseaux, p. 257-269. Paris: Masson
- Quiring, D.P. (1950): Functional anatomy of the vertebrates. McGraw-Hill Book Company, INC. New York-Toronto-London p. 371 ff
- Romer, A.Sh. (1950): The vertebrate body. W.B. Saunders Company, Philadelphia and London, p. 333
- Sachs, L. (1974): *Angewandte Statistik*. Springer-Verlag Berlin-Heidelberg-New York
- Scheid, P. (1968): Messungen zum Gasaustausch am Huhn: Vergleich mit einem Modell der Vogellunge. *Pflügers Arch. ges. Physiol.* 300, 17
- (1978): Analysis of gas exchange between air capillaries and blood capillaries in avian lungs. *Respir. Physiol.* 32, 27-49
 - and Piiper, J. (1969): Volume, ventilation and compliance of the respiratory tract in the domestic fowl. *Respir. Physiol.* 6, 298-308
 - - (1970): Analysis of gas exchange in the avian lung: Theory and experiments in the domestic fowl. *Respir. Physiol.* 9, 246-262
 - - (1971): Direct measurement of the pathway of respired gas in duck lungs. *Respir. Physiol.* 11, 308-314
 - - (1972): Cross-current gas exchange in avian lungs: effects of re-

- versed parabronchial air flow in ducks. *Respir. Physiol.* 16, 304-312
- et al. (1978): Diffusion in avian pulmonary gas exchange: Role of the diffusion resistance of the blood-gas barrier and the air sac capillaries. In: *Respiratory function in birds, adult, and embryonic*. p. 136-142. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York
- Scherle, W. (1970): A simple method for volumetry of organs in quantitative stereology. *Mikroskopie* 26, 57-60
- Schreiter, J. (1973): Eine rationelle Methode zur quantitativen mikroskopischen Auswertung biologischer Präparate. *Biol. Zbl.* 92, 637-641
- Schummer, A. (1973): *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere*, Bd. V: *Anatomie der Hausvögel*. Paul Parey, Berlin-Hamburg, p. 66
- Siegwart, B. et al. (1971): Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. IV. The normal dog lung. *Respir. Physiol.* 13, 141-159
- Slama, H., Scheid, P. and Piiper, J. (1972): Mechanisms of unidirectional flow in parabronchi of avian lungs: Measurements in duck lung preparations. *Respir. Physiol.* 14, 83-95
- Slijper, E.J. (1967): *Riesen und Zwerge im Tierreich*. Hamburg und Berlin: Paul Parey
- Soum, J.H. (1896): Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux. *Ann. l'université Lyon* 28, 1-126
- Stanislaus, M. (1937): Untersuchungen an der Kolibrilunge. *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere* 33, 261-289
- Sturkie, P.D. (1953): *Avian Physiology*, Springer-Verlag, New York-Heidelberg-Berlin
- Swan, L.W. (1970): Goose of the Himalayas. *Nat. Hist.* (Dez. 1970), 68-75
- Tenney, S.M. and Remmers, J.E. (1963): Comparative quantitative morphology of the mammalian lung: Diffusion area. *Nature* 197, 54

- Tompsett, D.H. (1957): Casts of the pulmonary system of birds.
Ibis 99, 614-620
- Tucker, V.A. (1968 a): Respiratory physiology of house sparrows in relation to high altitude flight. J. exp. Biol. 48, 55-66
- (1968 b): Respiration exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar. J. exp. Biol. 48, 67-88
- Victorow, C. (1909): Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei Vögeln.
Pflügers Arch. ges. Physiol. 126, 300-322
- Vogel, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews.
Acta theriol. 21/13, 195-206
- Weibel, E.R. (1963): Morphometry of the human lung. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg
- (1970): Morphometry of pulmonary circulation. Progr. Resp. Res. 5, 2
 - (1970/71): Morphometric estimation of pulmonary diffusing capacity I. Model and Method. Resp. Physiol. 11, 54-75
 - (1972): Morphometric estimation of pulmonary diffusion capacity. V. Comparative morphometry of alveolar lungs. Respir. Physiol. 14, 26-43
 - (1973): Morphological basis of alveolar - capillary gas exchange. Physiol. Rev. 53, 419-495
 - and Knight, B.W. (1964): A morphometric study on the thickness of pulmonary air - blood barrier. J. Cell Biol. 21, 364-384
 - and Elias, H. (1967): Quantitative methods in morphology. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York
- Weichert, Ch.K. (1951): Anatomy of the chordates. McGraw - Hill Book Company New York-St.Louis-San Francisco. p. 225-226
- Wick, H. und Bucher, K. (1963): Charakteristika einer aktiven Expiration bei der Taube. Helv. physiol. pharmacol. Acta 21, 165-172

- Withers, P.C. (1977): Respiration metabolism, and heat exchange of euthermic and torpid poorwills and hummingbirds. *Physiol. Zool.* 50, 43-52
- Zeuthen, E. (1942): The ventilation of respiratory tract in birds. *Kgl. danske Vid. Selsk. biol. Medd.* 17, 1-51
- Zimmer, K. (1935): Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Auf Grund anatomisch-physiologischer und experimenteller Studien. *Zoologica* 33/5, Heft 88, 1-69

Legende zu den in den Tabellen verwandten Abkürzungen

W	... Körpergewicht
V_L	... Volumen des respiratorischen Gewebes der Lunge
S_{ae}	... effektive Austauschoberfläche der Luftkapillaren
S_{at}	... totale Oberfläche der Luftkapillaren
S_{ce}	... effektive Austauschoberfläche der Blutkapillaren
S_{ct}	... totale Oberfläche der Blutkapillaren
τ_t	... mittlere Dicke der Gewebeschanke
τ_{ht}	... harmonisches Mittel für die Dicke der Gewebsschanke
τ_{hpl}	... harmonisches Mittel für die Dicke der Plasmaschicht zwischen Endothel und Erythrocyt
D_t	... Gewebsdifusionskapazität
D_{pl}	... Plasmadifusionskapazität
D_M	... Membrandifusionskapazität

Tabelle 1

Hausperling: Frischgewichte

Gesamtkörpergewicht g	Restkörpergewicht g	Haut g	Federn g	Flugmuskulatur g	M. pectoralis g	M. supracoracoideus g	Herz g	Lunge g
24.35	14.89	3.29		4.42	3.94	0.48	0.32	0.23
22.82	14.41	3.25		3.88	3.46	0.42	0.31	0.28
24.20	15.17	3.10		4.67	4.17	0.51	0.34	0.23
21.43	-	3.17		3.15	2.76	0.39	0.23	0.22
22.96	14.33	3.06		4.30	3.82	0.48	0.35	0.21
27.42	16.83	3.96		4.83	4.26	0.57	0.36	0.43
23.43	13.73	2.99		3.57	3.16	0.41	0.33	0.32
26.33	16.42	3.72		4.89	4.43	0.46	0.44	-
21.11	13.15	1.98		3.58	3.19	0.39	0.28	-
22.57	13.28	2.30		4.00	3.52	0.47	0.30	-
24.34	15.36	3.28		3.92	3.51	0.41	0.28	-
23.16	14.16	3.42		3.72	3.34	0.38	0.28	-
22.11	13.92	3.32		3.54	3.12	0.43	0.29	-
26.04	14.95	3.44		3.98	3.54	0.44	0.33	-
23.09	13.98	3.07		3.51	3.05	0.46	0.29	-
21.42	12.78	2.98		3.19	2.83	0.36	0.31	-
$\bar{X}$ 23.56	14.49	3.15		4.00	3.51	0.44	0.32	0.27
S $\pm$ 1.82	$\pm$ 1.14	$\pm$ 0.47		$\pm$ 0.52	$\pm$ 0.50	$\pm$ 0.05	$\pm$ 0.04	$\pm$ 0.08
In Prozent des Gesamtkörpergewichtes	$\bar{X}$ 61.16	13.36		16.72	14.85	1.86	1.33	1.14
S	$\pm$ 1.83	$\pm$ 1.55		$\pm$ 1.50	$\pm$ 1.40	$\pm$ 0.16	$\pm$ 0.14	$\pm$ 0.25

Tabelle 2

Wellensittich: Frischgewichte

Gesamtkörpergewicht	Restkörpergewicht	Haut	Federn	Flugmuskulatur	M. pectoralis	M. supracoracoideus	Herz	Lunge
g	g	g	g	g	g	g	g	g
35.53	19.73	6.60		1.44	6.69	1.44	0.50	0.31
36.50	21.13	7.19		8.54	7.02	1.52	0.54	0.37
31.09	19.14	5.37		7.74	6.40	1.34	0.39	0.29
39.08	23.01	7.48		9.57	7.80	1.77	0.68	0.32
37.53	21.54	8.42		8.21	6.75	1.46	0.53	0.34
33.00	17.40	7.64		6.75	5.53	1.22	0.40	0.26
37.44	21.03	8.27		9.15	7.67	1.48	0.52	0.29
37.01	20.99	8.27		8.86	7.30	1.56	0.55	0.27
42.19	22.20	10.84		8.82	7.11	1.71	0.50	0.37
45.92	22.90	10.68		8.57	7.00	1.57	0.55	0.35
36.42	19.43	8.09		8.02	6.63	1.39	0.40	0.33
29.89	16.10	6.27		6.49	5.35	1.14	0.36	0.24
45.50	25.45	3.93	2.83	9.29	7.55	1.74	0.62	-
43.00	22.78	4.25	2.97	8.82	7.15	1.67	0.66	-
47.01	25.50	3.04	2.61	10.49	8.76	1.73	0.49	-
42.07	22.97	3.66	2.41	7.80	6.24	1.56	0.53	-
32.72	18.83	2.28	2.90	7.43	6.16	1.27	0.32	-
38.52	24.65	3.00	2.67	8.99	7.29	1.70	0.60	-
34.73	21.58	2.89	2.41	7.89	6.51	1.38	0.47	-
X 38.16	21.39	7.23		8.40	6.89	1.51	0.51	0.31
S +5.00	+2.54	3.29	2.69	+0.96	+0.80	+0.19	+0.10	+0.04
		+0.68	+0.23					
In Prozent des Gesamtkörpergewichtes	X 56.21	19.03	6.73	22.06	18.15	3.96	1.32	0.85
	S +3.61	8.11	+3.88	+1.82	+1.64	+0.27	+0.19	+0.08
		+1.15	+1.10					

Tabelle 3

Veilchenohrkolibri: Frischgewichte

Gesamtkörpergewicht g	Restkörpergewicht g	Haut g	Federn g
5.58	3.51	0.48	0.40
7.48	4.81	0.54	0.53
5.73	3.60	0.48	0.51
6.73	4.38	0.68	0.37
6.69	4.04	0.60	0.42
8.67	5.29	1.07	0.41
7.84	4.98	0.85	0.44
6.53	4.56	0.58	0.35
8.33	5.16	0.95	0.54
10.57	6.24	1.34	0.61
6.98	5.01	0.39	0.62
6.61	4.41	0.50	0.60
9.62	-	0.99	0.48
7.96	-	0.86	0.44
7.14	-	0.74	0.48
6.61	-	0.71	0.30
8.41	-	0.81	0.63
7.51	-	0.83	0.70
6.49	-	0.57	0.35
6.03	-	0.63	0.35
6.99	-	0.57	0.42
5.70	-	0.45	0.29
7.43	-	0.65	0.50
6.84	-	0.55	0.66
7.34	-	0.70	0.49
7.43	-	-	0.55
$\bar{X}$ 7.28	4.66	0.70	0.48
S ± 1.16	± 0.76	± 0.22	± 0.11
		1.18	
		± 0.27	
In Prozent des Gesamt- körper- Gewichtes	$\bar{X}$ 64.00	9.45	6.61
	S ± 3.82	± 1.67	± 1.49
		16.04	
		± 1.63	

Veilchenohrkolibri: Frischgewichte

Flug- muskulatur g	M. pecto- ralis g	M. supra- coracoideus g	Herz g
1.54	1.01	0.53	0.12
2.12	1.40	0.72	0.21
1.37	0.85	0.52	0.15
2.06	1.29	0.77	0.16
1.84	1.20	0.63	0.15
2.46	1.61	0.85	0.20
2.38	1.56	0.82	0.20
1.95	1.26	0.69	0.16
2.36	1.57	0.79	0.20
2.99	1.99	1.00	0.23
2.20	1.45	0.74	0.19
1.77	1.18	0.59	0.13
2.69	1.84	0.85	-
2.19	1.49	0.70	-
1.91	1.25	0.65	-
1.85	1.25	0.60	-
2.37	1.61	0.76	-
1.90	1.28	0.62	-
1.72	1.19	0.54	-
1.61	1.10	0.51	-
1.88	1.28	0.60	-
1.58	1.08	0.50	-
1.96	1.33	0.63	-
1.65	1.10	0.56	-
2.14	1.41	0.74	-
2.00	1.30	0.70	-
2.02	1.34	0.68	0.18
<u>+0.37</u>	<u>+0.25</u>	<u>+0.13</u>	<u>+0.03</u>
27.66	18.36	9.29	2.39
<u>+1.78</u>	<u>+1.19</u>	<u>+0.82</u>	<u>+0.24</u>

Tabelle 4

Gesamtkörpergewichte beim Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri

Gesamtkörpergewichte getrennt nach:

- Ausgüsse
- Lungenscheiben und Histologie

	Haussperling		Wellensittich		Veilchenohrkolibri	
	Ausgüsse	Lungenscheiben und Histologie	Ausgüsse	Lungenscheiben und Histologie	Ausgüsse	Lungenscheiben und Histologie
X	25.85 g	25.32 g	39.40 g	32.25 g	9.62 g	5.68 g
S	26.37 g	29.87 g	37.45 g	36.00 g	7.96 g	7.48 g
%	28.83 g	29.30 g	42.90 g	38.40 g	7.14 g	5.73 g
	27.18 g	25.55 g	45.00 g	27.30 g	6.61 g	6.73 g
	24.51 g	26.12 g	36.35 g	52.06 g	8.41 g	6.69 g
	27.74 g	27.77 g	35.35 g	32.34 g	7.51 g	8.67 g
	26.64 g	27.14 g	44.10 g	28.08 g	6.49 g	7.84 g
	28.52 g	27.28 g	49.15 g	42.5 g	6.03 g	6.53 g
	27.45 g	26.31 g	43.00 g	48.3 g	6.99 g	8.33 g
	29.40 g	24.39 g	32.15 g	48.5 g	5.70 g	10.57 g
	25.33 g	22.98 g	28.60 g	56.6 g	7.43 g	6.98 g
	27.76 g	25.89 g	42.90 g	49.7 g	6.84 g	6.61 g
	29.26 g	27.3 g		46.1 g	7.34 g	
	27.06 g	26.0 g		37.8 g	7.43 g	
	27.06 g	25.6 g		33.1 g		
	27.92 g			34.2 g		
				40.3 g		
				44.9 g		
				47.0 g		
				43.9 g		
				43.5 g		
X	27.31 g	26.45 g	39.70 g	41.09 g	7.25 g	7.37 g
S	+1.37 g	+1.76 g	+5.91 g	+8.07 g	+0.99 g	+1.38 g
%	+5.01 %	+6.65 %	+14.89 %	+19.64 %	+13.65 %	+18.71 %

Tabelle 5

Regressions-Geradengleichungen

Restkörpergewicht - Flugmuskulaturgewicht

n = 46	$y = 0.486 \cdot x^{0.882}$	r = 0.945 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Haussperling

n = 15	$y = 0.096 \cdot x^{1.329}$	r = 0.845 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Wellensittich

n = 19	$y = 0.667 \cdot x^{0.827}$	r = 0.867 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Veilchenohrkolibri

n = 12	$y = 0.299 \cdot x^{1.259}$	r = 0.966 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Restkörpergewicht - Herzgewicht

n = 46	$y = 0.057 \cdot x^{0.690}$	r = 0.947 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Haussperling

n = 15	$y = 0.022 \cdot x^{0.999}$	r = 0.642 p < 1 %
--------	-----------------------------	----------------------

Wellensittich

n = 19	$y = 0.009 \cdot x^{1.313}$	r = 0.776 p < 1 %
--------	-----------------------------	----------------------

Veilchenohrkolibri

n = 12	$y = 0.034 \cdot x^{1.063}$	r = 0.875 p < 0.1 %
--------	-----------------------------	------------------------

Restkörpergewicht - Lungengewicht

Haussperling

n = 6	$y = 0.001 \cdot x^{1.998}$	r = 0.521 p > 5 %
-------	-----------------------------	----------------------

Wellensittich

n = 12	$y = 0.016 \cdot x^{0.986}$	r = 0.756 p < 1 %
--------	-----------------------------	----------------------

Wellensittich: Volumina der Ausgusspräparate des Lungen-Luftsystems

Gesamtkörpergewicht g	L u f t s ä c k e							Gesamtkör- pervolumen ml	Gesamt- füllvol. ml	Gesamt- kör- pervolumen ml	Gesamtfüllvol. in % Gesamt- körpervolumen
	Lunge ml	Trachea ml	cerv. ml	clav. ml	cran. thorac. ml	caud. thorac. ml	abdom. ml				
39.40	1.19	0.07	0.06	0.07	1.79	2.23	0.91		6.50	45.90	14.16
37.45	1.29	0.10	0.08	0.81	2.25	2.19	1.25		8.38	45.83	18.28
42.90	1.13	0.11	0.07	0.52	1.85	1.98	0.27		6.09	48.99	12.43
45.00	1.19	0.09	0.08	0.66	1.47	2.05	0.39		6.08	51.09	11.90
36.35	1.01	0.12	0.07	0.33	1.02	0.65	0.08		3.37	39.72	8.42
35.35	0.90	0.11	0.05	0.72	2.38	1.60	1.57		7.44	42.79	17.39
44.10	1.16	0.12	0.13	0.88	2.15	2.28	0.39		7.28	51.38	14.17
49.15	1.18	0.12	0.09	0.80	1.60	1.92	0.33		6.24	55.39	11.27
43.00	0.88	0.08	0.05	0.17	0.86	1.51	0.17		3.81	46.81	8.14
32.15	1.40	0.12	0.09	0.90	1.93	2.70	0.68		8.07	40.22	20.06
28.60	1.03	0.09	0.11	0.80	2.02	1.76	1.11		7.09	35.69	19.87
42.90	0.99	0.11	0.07	0.59	1.81	1.69	0.93		6.30	49.20	12.80
$\bar{X}$ 39.70	1.11	0.10	0.08	0.60	1.76	1.88	0.67		6.39	46.08	14.08
S +5.65	+0.16	+0.02	+0.02	+0.28	+0.46	+0.51	+0.48		+1.51	+5.66	+4.06
In % des Gesamt- füllvol.	$\bar{X}$ 18.29	1.73	1.28	9.23	27.51	29.51	9.77		2.67		
S	+4.63	+0.65	+0.39	+3.33	+2.94	+5.89	+6.00		+0.85		

unterstrichene Werte: Maximalwerte

Tabelle 8

Veilchenorkolibri: Volumina der Ausgusspräparate des Lungen-Luftsacksystems

Gesamtkörpergewicht g	Lunge ml	Trachea ml	Luftsäcke				Gesamt- füllvol. ml	Gesamtkör- pervolumen ml	Gesamtfüllvol. in % Gesamt- körpervolumen
			clav. ml	caud. thorac. ml	abdom. ml	pneum. Räume ml			
9.62	0.27	0.07	0.25	0.46	0.004	0.03	1.07	10.69	10.01
7.96	0.16	0.04	0.37	0.59	0.01	0.07	1.24	9.20	13.48
7.14	0.22	0.06	0.32	0.82	0.01	0.04	1.47	8.61	17.07
8.41	0.36	0.06	0.55	1.20	0.06	0.08	2.31	10.72	21.55
7.51	0.33	0.05	0.56	1.25	0.11	0.13	2.43	9.94	24.45
6.49	0.26	0.05	0.86	1.48	0.09	0.07	2.81	9.30	30.22
6.03	0.30	0.05	0.57	1.03	0.09	0.14	2.17	8.20	26.46
6.99	0.30	0.05	0.58	1.08	0.04	0.09	2.13	9.12	23.36
5.70	0.27	0.04	0.60	0.93	0.02	0.10	1.95	7.65	25.49
7.43	0.27	0.06	0.62	1.33	-	0.05	2.39	9.82	24.34
6.84	0.29	0.06	0.48	1.04	-	0.05	1.93	8.77	22.01
7.34	0.24	0.06	0.54	1.15	-	0.06	2.05	9.39	21.83
7.43	0.26	0.07	0.52	1.02	-	0.08	1.95	9.38	20.79
X	7.30	0.27	0.05	0.53	1.03	0.04	1.99	9.29	21.62
S	+0.97	+0.05	+0.01	+0.15	+0.28	+0.04	+0.49	+0.88	+5.43
In % des Gesamt- füllvol.	X	14.19	2.95	26.36	51.22	2.03	3.89		
S	+3.53	+1.14	+2.88	+3.84	+1.59	+1.35			

unterstrichene Werte: Maximalwerte

Tabelle 9

Haussperling: Volumina der Ausgusspräparate des Lungen-Luftsacksystems

Gesamtkörpergewicht	Gesamtfüllvolumen	Volumen aller Luftsäcke	Volumen der vorderen Luftsäcke	Volumen der hinteren Luftsäcke
g	ml	ml	ml	ml
25.85	5.90	4.96	1.71	3.25
26.73	8.81	7.70	2.37	5.33
28.83	7.02	5.95	2.38	3.57
27.18	7.12	6.09	2.12	3.97
24.51	6.14	5.35	2.03	3.32
27.74	6.19	5.32	2.38	2.94
26.64	5.51	4.72	1.81	2.91
28.52	5.43	4.54	1.96	2.58
27.45	8.09	6.88	2.82	4.06
29.40	8.09	7.10	2.35	4.75
25.33	6.12	5.28	1.88	3.40
27.76	6.27	5.31	2.23	3.08
29.26	5.89	4.92	1.85	3.07
27.06	6.60	5.62	2.02	3.60
27.06	7.43	6.35	2.32	4.03
27.92	7.00	6.08	2.11	3.97
$\bar{X}$ 27.33	6.73	5.76	2.15	3.61
S $\pm$ 1.35	$\pm$ 0.99	$\pm$ 0.90	$\pm$ 0.29	$\pm$ 0.72

In prozentualen Anteilen:

100 %	85.59 %	31.95 %	53.64 %
	100 %	37.55 %	62.45 %

Verhältnis vordere zu hintere Luftsackgruppe: 1 : 1.67

Relative Füllvolumina der Luftsäcke:

Cervical-sack	Clavicular-sack	caudale Thoracal-säcke	Abdominal-säcke	Σ aller Luftsäcke
1.04 %	36.28 %	49.31 %	13.37 %	100 %

Tabelle 10

Wellensittich: Volumina der Ausgusspräparate des Lungen-Luftsacksystems

Gesamtkörpergewicht	Gesamtfüllvolumen	Volumen aller Luftsäcke	Volumen der vorderen Luftsäcke	Volumen der hinteren Luftsäcke
g	ml	ml	ml	ml
39.40	6.50	5.06	1.92	3.14
37.45	8.38	6.58	3.14	3.44
42.90	6.09	4.69	2.44	2.25
45.00	6.08	4.65	2.21	2.44
36.35	3.37	2.15	1.42	0.73
35.35	7.44	6.32	3.15	3.17
44.10	7.28	5.83	3.16	2.67
49.15	6.24	4.74	2.49	2.25
43.00	3.81	2.76	1.08	1.68
32.15	8.07	6.30	2.92	3.38
28.60	7.09	5.80	2.93	2.87
42.90	6.30	5.09	2.47	2.62
$\bar{X}$ 39.70	6.39	5.00	2.45	2.55
S $\pm$ 5.65	$\pm$ 1.51	$\pm$ 1.31	$\pm$ 0.66	$\pm$ 0.74

In prozentualen Anteilen:

100 %	78.25 %	38.34 %	39.91 %
	100 %	49.36 %	50.64 %

Verhältnis vordere zu hintere Luftsackgruppe: 1 : 1.03

Relative Füllvolumina der Luftsäcke:

Cervical-sack	Clavicular-sack	craniale Thoracal-säcke	caudale Thoracal-säcke	Abdominal-säcke	Σ aller Luftsäcke
1.60 %	12.02 %	35.27 %	37.68 %	13.43 %	100 %

Tabelle 11

Veilchenohrkolibri: Volumina der Ausgusspräparate des Lungen-Luftsacksystems

Gesamtkörpergewicht g	Gesamtfüllvolumen ml	Volumen aller Luftsäcke ml	Volumen der vorderen Luftsäcke ml	Volumen der hinteren Luftsäcke ml
9.62	1.07	0.71	0.25	0.46
7.96	1.24	0.97	0.37	0.60
7.14	1.47	1.14	0.32	0.82
8.41	2.31	1.80	0.55	1.25
7.51	2.43	1.92	0.56	1.37
6.49	2.81	2.43	0.86	1.56
6.03	2.17	1.69	0.57	1.12
6.99	2.13	1.70	0.58	1.12
5.70	1.95	1.54	0.60	0.95
7.43	2.39	2.00	0.68	1.33
6.84	1.93	1.52	0.48	1.04
7.34	2.05	1.69	0.54	1.15
7.43	1.95	1.54	0.52	1.02
$\bar{X}$ 7.30	1.99	1.59	0.53	1.06
S $\pm$ 0.97	$\pm$ 0.47	$\pm$ 0.43	$\pm$ 0.15	$\pm$ 0.29

In prozentualen Anteilen:

100 %	79.81 %	26.57 %	53.24 %
	100 %	33.38 %	66.62 %

Verhältnis vordere zu hintere Luftsackgruppe: 1 : 2.00

Relative Füllvolumina der Luftsäcke:

Clavicular- sack	caudale Thoracal- säcke	Abdominal- säcke	Σ aller Luftsäcke
33.29 %	64.70 %	2.01 %	100 %

Relative Volumenanteile fixierter Lungen

	Haupt- und Sekundärbronchien	Parabronchien	grosse Gefäße
Haussperling	11.39 %	83.88 %	4.72 %
	<u>+2.22 %</u>	<u>+2.75 %</u>	<u>+0.58 %</u>
Wellensittich	22.85 %	72.80 %	4.35 %
	<u>+3.71 %</u>	<u>+3.76 %</u>	<u>+0.41 %</u>
Veilchenohr- kolibri	11.44 %	84.84 %	3.73 %
	<u>+1.26 %</u>	<u>+1.21 %</u>	<u>+0.61 %</u>

Parabronchiendurchmesser

Art (n)	Lungenscheiben		histologische		Autor
	Durchmesser (μm)	Manteldicke	Durchmesser (μm)	Schnitte Manteldicke	
Haushuhn	1400	375	1260	--	Fromm (1972)
Stockente	750	190	660	--	Fromm (1972)
Wellensittich	607	+121	438	+78	eig. Untersuchungen
Veilchenohrkolibri	539	+104	459	+71	eig. Untersuchungen
Rabenkrähe	750	220	660	--	Fromm (1972)
Haussperling	618	+137	497	+84	eig. Untersuchungen
				259	+78

Tabelle 14

Relative Volumenanteile der Parabronchien

		Respiratorisches Gewebe	Lumina und Atrien	kleine Gefäße
Haussperling	vord. Pal. pul.	65.83	26.92	7.25
	mittl. Pal. pul.	69.68	23.60	6.72
	hint. Pal. pul.	70.37	23.07	6.56
	Neopulmo	71.82	22.44	5.74
	ges. Lunge	69.44	23.99	6.57
Wellensittich	vord. Pal. pul.	71.79	23.43	4.79
	mittl. Pal. pul.	71.60	23.46	4.94
	hint. Pal. pul.	70.13	24.56	5.30
	Neopulmo	68.00	26.07	5.93
	ges. Lunge	70.37	24.38	5.25
Veilchenohr- kolibri	vord. Lunge	59.76	28.52	11.72
	mittl. Lunge	61.22	27.30	11.48
	hint. Lunge	60.29	27.95	11.75
	ges. Lunge	60.42	27.93	11.65

Tabelle 15

Relative Volumenanteile des Blut-Luft-Kapillarnetzes

		Blut		Luft		Gewebe	
Haussperling	vord. Pal. pul.	36.00	+3.88 %	54.05	+3.64 %	9.95	+1.11 %
	mittl. Pal. pul.	34.58	+5.50 %	56.20	+4.93 %	9.23	+1.38 %
	hint. Pal. pul.	36.12	+5.86 %	54.51	+6.96 %	9.37	+1.54 %
	Neopulmo	38.41	+6.46 %	53.10	+5.71 %	8.50	+1.38 %
	ges. Lunge	36.78	+4.70 %	54.07	+4.17 %	9.16	+0.91 %
Wellensittich	vord. Pal. pul.	25.43	+5.46 %	68.27	+5.94 %	6.30	+1.14 %
	mittl. Pal. pul.	27.20	+3.86 %	66.01	+4.10 %	6.80	+0.53 %
	hint. Pal. pul.	26.81	+2.58 %	65.97	+2.90 %	7.22	+0.57 %
	Neopulmo	24.51	+4.29 %	68.97	+5.54 %	6.51	+1.32 %
	ges. Lunge	26.05	+4.05 %	67.32	+4.54 %	6.63	+0.68 %
Veilchenohr- kolibri	vord. Pal. pul.	33.98	+4.15 %	56.75	+4.24 %	9.27	+0.32 %
	mittl. Pal. pul.	36.91	+5.93 %	52.91	+4.88 %	10.18	+1.63 %
	hint. Pal. pul.	40.08	+3.03 %	50.52	+3.72 %	9.40	+0.79 %
	Neopulmo	35.89	+0.87 %	55.34	+0.84 %	8.77	+0.77 %
	ges. Lunge	36.72	+2.40 %	53.88	+2.14 %	9.41	+0.39 %

Tabelle 16 a

Volumetrischer Aufbau der Lungen beim Haussperling

<u>Ventilierte Strukturen</u>		<u>Haupt- und Sekundärbronchien</u>
0.25 ml (31.82 %)		0.09 ml (11.84 %)
		<u>Lumina und Atrien</u>
		0.16 ml (19.98 %)
		<u>Luft</u>
		0.25 ml (31.27 %)
		<u>Gewebe</u>
		0.04 ml (5.30 %)
		<u>Blut</u>
		0.17 ml (21.27 %)
		<u>Blut-Luft-Kapillarnetz</u>
		0.46 ml (57.84 %)
		<u>kleine Gefäße</u>
		0.04 ml (5.47 %)
		<u>große Gefäße</u>
		0.04 ml (4.87 %)
		<u>Gefäße</u>
		0.08 ml (10.34 %)
<u>GESAMTVOLUMEN</u>		
0.80 ml $\pm$ 0.10 ml		

Volumetrischer Aufbau der Lungen beim Wellensittich

<u>Ventilierte Strukturen</u>	<u>Haupt- und Sekundärbronchien</u>	0.45 ml (40.61 %)	0.25 ml (22.86 %)
	<u>Lumina und Atrien</u>	0.20 ml (17.75 %)	
<u>GESAMTVOLUMEN</u>	<u>Respiratorisches Gewebe</u>	0.57 ml (51.22 %)	0.81 ml (72.79 %)
	<u>Blut-Luft-Kapillarnetz</u>	0.57 ml (51.22 %)	
1.11 ml +0.16 ml	<u>Gefäße</u>	0.09 ml (8.17 %)	0.05 ml (4.35 %)
	<u>kleine Gefäße</u>	0.04 ml (3.82 %)	
	<u>Luft</u>	0.38 ml (34.48 %)	
	<u>Gewebe</u>	0.04 ml (3.40 %)	
	<u>Blut</u>	0.15 ml (13.34 %)	

Tabelle 16 b

Tabelle 16 c

Volumetrischer Aufbau der Lungen beim Veilchenorkolibri

<u>Ventilierte</u> <u>Strukturen</u>		Haupt- und Sekundärbronchien
0.095 ml	(35.13 %)	0.031 ml (11.44 %)
		<u>Lumina</u> <u>und Atrien</u>
		0.064 ml (23.70 %)
		<u>Luft</u>
		0.075 ml (27.62 %)
		<u>Gewebe</u>
		0.013 ml (4.85 %)
		<u>Blut</u>
		0.051 ml (18.82 %)
		<u>kleine</u> <u>Gefäße</u>
		0.027 ml (9.88 %)
		<u>große</u> <u>Gefäße</u>
		0.010 ml (3.73 %)
<u>GESAMTVOLUMEN</u>		
0.271 ml	+0.05 ml	
		<u>Respiratorisches</u> <u>Gewebe</u>
		0.139 ml (51.26 %)
		<u>Parabronchien</u>
		0.230 ml (84.84 %)
		<u>Blut-Luft-</u> <u>Kapillarnetz</u>
		0.139 ml (51.26 %)

Tabelle 17

Relative Volumenanteile der 3 Hauptkomponenten der gesamten Lunge

	Blut	Gewebe	Luft
Hausperling	31.61 % 0.25 ml	5.30 % 0.04 ml	63.09 % 0.51 ml
Wellensittich	21.51 % 0.24 ml	3.40 % 0.04 ml	75.09 % 0.83 ml
Veilchenohr- kolibri	32.43 % 0.09 ml	4.82 % 0.01 ml	62.76 % 0.17 ml

Tabelle 18

Austauschoberfläche der Luft- und Blutkapillaren beim Haussperling, Wellensittich
und Veilchenohrkolibri

	Hausperling	Wellensittich	Veilchenohrkolibri
$\bar{W}$	(g)	37.50	6.30
V_L	(ml)	0.46	0.14
S_{ae}	(cm ²)	1502	541
S_{ae}/W	(cm ² /g)	59	87
S_{ae}/V_L	(mm ² /mm ³)	326	389
S_{at}	(cm ²)	1782	615
S_{at}/W	(cm ² /g)	70	99
S_{at}/V_L	(mm ² /mm ³)	387	443
S_{ae} in %	S_{at}	84.3	88.0
S_{ce}	(cm ²)	1458	525
S_{ce}/W	(cm ² /g)	58	84
S_{ce}/V_L	(mm ² /mm ³)	317	378
S_{ct}	(cm ²)	1691	665
S_{ct}/W	(cm ² /g)	67	107
S_{ct}/V_L	(mm ² /mm ³)	368	479
S_{ce} in %	S_{ct}	86.3	78.9
		87.5	

Tabelle 19

Schrankendicke und Diffusionskapazität bei Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri

	Haussperling	Wellensittich	Veilchenohrkolibri
$\bar{w}$ (g)	25.4	37.5	6.3
τ_t (μ m)	0.218	0.210	0.183
τ_{tmin} (μ m)	0.069	0.069	0.062
τ_{ht} (μ m)	0.118	0.118	0.099
τ_{hpl} (μ m)	0.016	0.018	0.017
D_t (ml/min.mmHg)	4.139	4.684	1.776
D_t/W (ml/min.mmHg g)	0.163	0.125	0.282
$D_{pl}^{min.}$ (ml/min.mmHg)	28.962	25.224	8.725
$D_{pl}^{max.}$ (ml/min.mmHg g)	38.918	33.894	11.724
$D_{pl/W}^{min.}$ (ml/min.mmHg g)	1.141	0.673	1.381
$D_{pl/W}^{max.}$ (ml/min.mmHg g)	1.533	0.904	1.862
$D_M^{min.}$ (ml/min.mmHg)	3.621	3.950	1.476
$D_M^{max.}$ (ml/min.mmHg)	3.741	4.115	1.542
$D_{M/W}^{min.}$ (ml/min.mmHg g)	0.143	0.105	0.234
$D_{M/W}^{max.}$ (ml/min.mmHg g)	0.147	0.110	0.245

Tabelle 20

$\bar{v}_t$ und $\bar{v}_{ht}$ der Blut-Luft-Schranke des Wellensittichs bei zwei verschiedenen Fixationen

isotonische Fixation bei 320 mOsm			
6 % gepuffertes Glutaraldehyd			
	t	ht	
vord. Pal. pul.	0.239 μ m	0.127 μ m	
mittlere Pal. pul.	0.244 μ m	0.120 μ m	
hintere Pal. pul.	0.244 μ m	0.084 μ m	
Neopulmo	0.265 μ m	0.125 μ m	
ganze Lunge	0.248 μ m	0.114 μ m	
vord. Pal. pul.	0.171 μ m	0.120 μ m	
mittlere Pal. pul.	0.194 μ m	0.105 μ m	
hintere Pal. pul.	0.230 μ m	0.113 μ m	
Neopulmo	0.274 μ m	0.133 μ m	
ganze Lunge	0.210 μ m	0.118 μ m	

Tabelle 21

Relative Füllvolumina der Lungen

	Lunge in % des Gesamtfüllvolumens	Lunge in % des Gesamtkörpervolumens
Wachtel	10.97	2.21
Rebhuhn	9.41	1.77
Fasan	8.72	1.49
Haushuhn	11.54	1.60
Truthuhn	10.86	1.19
Blässhuhn	9.10	2.53
Stockente	13.32	2.88
Kanadagans	9.72	2.46
Höckerschwan	10.40	3.54
Mäusebussard	12.24	2.65
Haustaube	14.90	2.97
Wellensittich	18.29	2.41
Veilchenohrkolibri	14.19	2.91
Hausperling	12.00	2.35
Rabenkrähe	15.04	3.09

Tabelle 22

Volumina und relative Anteile der Lungen und Luftsäcke

Art	Lungen- volumen ml	vent. Strukturen %	Ventilations- faktor 1 :	Luftsack- faktor	Autor
Wachtel	3.4	29.1	7.1	1.8	Bialas (1976)
Rebhuhn	6.9	36.8	16.1	2.2	Leyhe (1977)
Fasan	19.5	34.6	20.2	2.5	Bialas (1976)
Haushuhn	31.1	52.9	9.5	2.0	Fromm (1972)
Truthuhn	122.4	38.4	10.9	1.5	Bialas (1976)
Blässhuhn	22.8	42.4	15.2	2.2	Otten (1973)
Stockente	35.7	50.8	7.2	1.5	Fromm (1972)
Kanadagans	146.8	48.0	8.3	1.0	Leyhe (1977)
Höckerschwan	365.1	62.8	7.5	1.7	Otten (1973)
Mäusebussard	26.3	45.0	7.2	1.1	Leyhe (1977)
Haustaube	12.2	43.8	6.4	1.3	Otten (1973)
Wellensittich	1.1	40.6	5.7	1.0	eig. Untersuchungen
Veilchenohrkolibri	0.3	35.1	11.2	2.0	eig. Untersuchungen
Rabenkrähe	16.7	47.2	6.2	1.2	Fromm (1972)
Haussperling	0.8	31.8	14.4	1.7	eig. Untersuchungen

Ventilationsfaktor: Volumen der hinteren Luftsackgruppe als Vielfaches des Volumens der ventilierten Strukturen der Lunge

Luftsackfaktor: Volumen der hinteren Luftsackgruppe als Vielfaches des Volumens der vorderen Luftsackgruppe

Tabelle 23

Volumetrischer Aufbau des respiratorischen Gewebes

	Blut %	Luft %	Gewebe %	Blut : Luft	Autor
Kanadagans	41.5	48.5	10.0	1 : 1.17	Duncker (1973)
Höckerschwan	43.1	46.0	10.9	1 : 1.07	Duncker (1973)
Haushuhn	28.3	55.8	15.9	1 : 1.97	Duncker (1973)
Blässhuhn	56.3	33.3	10.4	1 : 0.59	Duncker (1973)
Haustaube	44.0	43.0	13.0	1 : 0.98	Duncker (1973)
Wellensittich	26.1	67.3	6.6	1 : 2.58	eig. Untersuchungen
Veilchenohrkolibri	36.7	53.9	9.4	1 : 1.47	eig. Untersuchungen
Hausperling	36.8	54.1	9.2	1 : 1.47	eig. Untersuchungen
Rabenkrähe	43.2	43.9	12.9	1 : 1.02	Duncker (1973)

Tabelle 24

Relative Volumina des gesamten Lungenvolumens

	Luft %	Gewebe %	Blut %	größere Gefäße in % Blutanteil	Kapillaren in % Blutanteil	Autor
Kanadagans	72.6	3.6	23.8	37.8	62.2	Duncker (1973)
Höckerschwan	77.7	3.5	18.8	26.9	73.1	Duncker (1973)
Haushuhn	75.4	6.4	18.1	37.6	62.4	Duncker (1973)
Blässhuhn	59.1	5.2	35.6	20.5	79.5	Duncker (1973)
Haustaube	64.7	6.3	29.0	25.9	74.1	Duncker (1973)
Wellensittich	75.1	3.4	21.5	38.0	62.0	eig. Untersuchungen
Veilchenohrkolibri	62.8	4.8	32.4	42.0	58.0	eig. Untersuchungen
Hausperling	63.1	5.3	31.6	32.7	67.3	eig. Untersuchungen
Rabenkrähe	68.1	6.2	25.6	19.5	80.5	Duncker (1973)

Tabelle 26

Volumenanteile und Oberflächen der Erythrocyten am Kapillarblut

	Hausperling	Wellensittich	Veilchenohr-kolibri
V_L (ml)	0.46	0.57	0.14
$\bar{w}$ (g)	25.4	37.5	6.3
V_C (ml)	0.17	0.15	0.05
Erythrocyten in $\frac{1}{8} V_C$	48.6 +16.3 —	47.7 +7.4 —	40.2 +22.3 —
S_e (cm ²)	1438 +5.8 % —	1205 +17.7 % —	402 +27.4 % —
S_e/g (cm ² /g)	57 +8.7 % —	33 +18.1 % —	64 +23.4 % —
S_e/V_L (mm ² /mm ³)	313 +5.8 —	211 +17.5 —	289 +27.3 —

Tabelle 27

Vergleich der Schrankendicken bei Anwendung verschiedener Methoden

	Hausperling	Wellensittich	Veilchenohrkolibri
τ_t (μm)	Hexagonales Grid	0.218	0.210
	aus Formel berechnet	0.230	0.198
	linearer Maßstab	0.112	0.110
τ_{ht} (μm)	log Maßstab	0.138	0.136
	MOP	0.118	0.118
	log Maßstab	0.063	0.058
τ_{hp} (μm)	MOP	0.016	0.018
			0.017

Tabelle 28

Austauschoberfläche, Schrankendicke und Diffusionskapazität: Vergleich Vögel - Säuger

	Hausperling		Hausmaus	Wellensittich	Crocodyrus flavescens	Veilchenohr- kolibri	Sorex spec.	Mensch
$\bar{M}$ (g)	26.5	23.0	36.8	37.0	7.3	9.9	75000	
V_L (ml)	0.80	0.74	1.11	1.19	0.27	0.33	7000	
V_{O_2} (Ruhe) (ml/gh)	4.5	6.1	4.0	3.0	ca.3	5.8		
S_a/W (cm ² /g)	70	28	61	43	99	52	19	
S_a/V_L (mm ² /mm ³)	387	92	380	135	443	156	12	
S_c/W (cm ² /g)	67	25	52	33	107	37	17	
S_c/V_L (mm ² /mm ³)	368	81	328	104	479	112	10	
τ_t (μm)	0.218	1.25	0.210	0.86	0.183	0.94	1.7	
τ_{ht} (μm)	0.118	0.32	0.118	0.38	0.099	0.37	0.5	
τ_{ht} in % τ_t	54.1	25.6	56.2	44.2	54.1	39.4	29.4	
τ_{hpl} (μm)	0.016	0.11	0.018	0.13	0.017	0.09	0.18	
$D_M \max. /W$ (ml/mmHg min g)	0.159	0.021	0.122	0.026	0.271	0.032	0.008	

Abbildungslegende

Abb. 1: Doppelt-logarithmische Darstellung der Abhängigkeit des Flugmuskulaturgewichtes vom Restkörpergewicht bei Haussperling, Wellensittich, Veilchenohrkolibri.

Abb. 2: Doppelt-logarithmische Darstellung der Abhängigkeit des Herzgewichtes vom Restkörpergewicht bei Haussperling, Wellensittich und Veilchenohrkolibri.

Abb. 3: Silikon-Kautschuk-Ausgußpräparate des Lungen-Luftsacksystems im Skelet. a) Wellensittich, b) Veilchenohrkolibri.
Trachea (1), Lunge (2), claviculärer Luftsack (B), cranialer thoracaler Luftsack (C), caudaler thoracaler Luftsack (D), abdominaler Luftsack (E).

Abb. 4: Silikon-Kautschuk-Ausgußpräparate des Lungen-Luftsacksystems a) Haussperling, b) Wellensittich, c) Veilchenohrkolibri.
Trachea (1), Lunge (2), cervicaler Luftsack (A), claviculärer Luftsack (B), cranialer thoracaler Luftsack (C), caudaler thoracaler Luftsack (D), abdominaler Luftsack (E).

Abb. 5: Relative Anteile von Trachea, Lunge, vorderen und hinteren Luftsäcken und pneumatischen Räumen am Gesamtfüllvolumen (= 100 %).

Abb. 6: Linke Lunge des Wellensittichs, in situ fixiert.

a) Dorsolateralansicht, b) Medialansicht, c) Ventralansicht. Einschnitte der Rippen (R), Hauptbronchus (1), dünnwandige Dorsobronchien (3), durch die die Abgänge der Parabronchien (5) sichtbar sind. Lungenarterie (I), Lungenvene (II). Ostien zum Clavicularsack (B'), zum caudalen thoracalen Luftsack (D') und zum abdominalen Luftsack (E').

Abb. 7: In situ fixierte Präparate linker Lungen. Dorsolateralansicht.

a) Haussperling, b) Veilchenohrkolibri. Einschnitte der Rippen (R), Ostium zum abdominalen Luftsack (E').

Abb. 8: Lungenscheiben, Querschnitt aus den in situ fixierten Lungen.

a) Haussperling, b) Wellensittich, c) Veilchenohrkolibri. Hauptbronchus (1), Ventrobronchien (2), Dorsobronchien (3), Parabronchien (5), Lungenarterie (I), Lungenvene (II).

Abb. 9: Volumetrischer Aufbau der Lungen aus Parabronchien, Haupt- und Sekundärbronchien und Gefäßen. Relative Darstellung. Gesamtvolumen der Lunge = 100 %.

Abb. 10: Parabronchien im Querschnitt. a) Haussperling, b) Wellensittich, c) Veilchenohrkolibri. Vergr. 66 x. Enge Lumina mit starker Reduktion der Atrien und hohen Anteil an respiratorischen Gewebe. Die Gefäße liegen im Grenzbereich benachbarter Parabronchien.

Abb. 11: Parabronchien des Wellensittichs im Längsschnitt. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Vergr. 140 x.

Abb. 12: Parabronchien des Wellensittichs im Querschnitt. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme. Vergr. 90 x. Von den angedeuteten Atrien gehen zahlreiche Infundibula ab in das respiratorische Gewebe. Zwischen den Parabronchien die größeren interparabronchialen Gefäße.

Abb. 13: Volumetrischer Aufbau der Parabronchien aus Blut-Luft-Kapillarnetz, aus Lumina und Atrien und aus interparabronchialen Gefäßen. Relative Darstellung. Parabronchialvolumen = 100 %.

Abb. 14: Ausschnitt aus dem Blut-Luftkapillarnetz von a) Haussperling, b) Wellensittich und c) Veilchenohrkolibri. Transmissions-elektronenmikroskopische Aufnahme. Vergr. 2185 x. Blutkapillaren (BK), Luftkapillaren (LK).

Abb. 15: Volumetrischer Aufbau des respiratorischen Gewebes aus Blutkapillaren, aus Luftkapillaren und aus Gewebe. Respiratorisches Gewebe = 100 %.

Abb. 16: Zusammenfassende Darstellung der einzelnen Relativvolumina des gesamten Lungenvolumens.

Abb. 17: Volumetrischer Aufbau des Gesamtlungenvolumens aus Luft mit den Komponenten: Primär- und Sekundärbronchien, Lumina und Atrien und Luftkapillaren, aus Gewebe und aus Blut mit den

Komponenten: größere Gefäße und Blutkapillaren, am gesamten Lungenvolumen.

Abb. 18: Größen der totalen Oberflächen und der effektiven Austausch-
oberflächen der Luft- und Blutkapillaren pro Volumeneinheit
parabronchiales Blut-Luftkapillarnetz.

Abb. 19: Ausschnitt aus dem Blut-Luftkapillarnetz beim Haussperling.
Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme. Vergr. =
23.800 x. Blutkapillaren (BK), Luftkapillaren (LK), Erythro-
cyt (E), Endothelkern (EK), Blut-Luft-Schranke (S) bestehend
aus dem Epithel der Luftkapillaren, dem Interstitium und dem
Endothel der Blutkapillaren.

Abb. 20: Vergleich der relativen Volumenanteile der Lungen bei Haus-
sperling und Mensch.

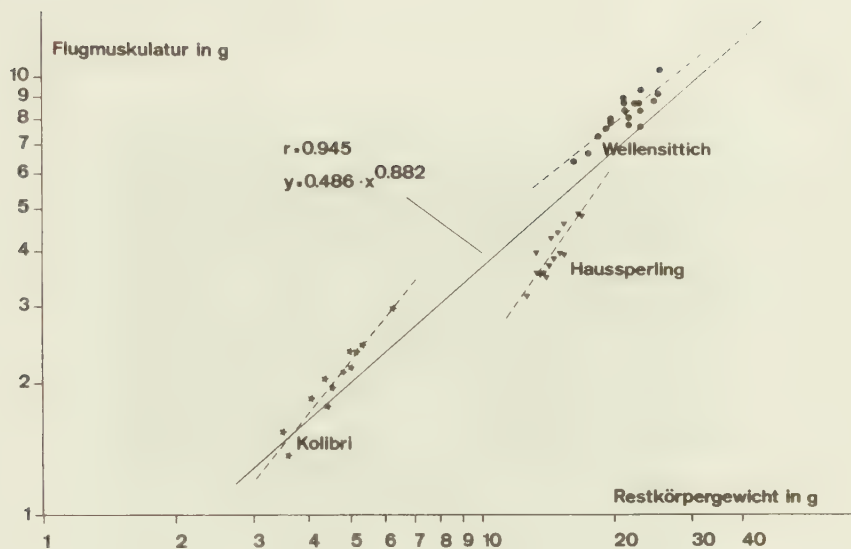


Abb. 1

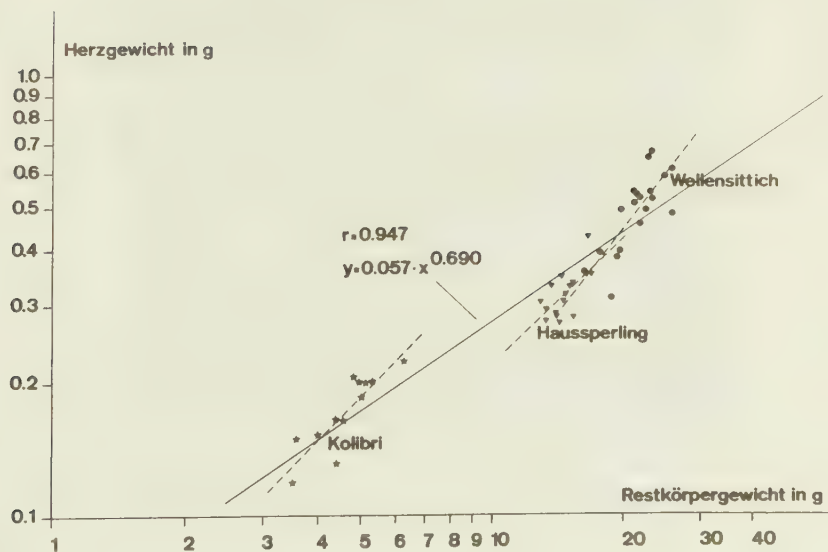


Abb. 2

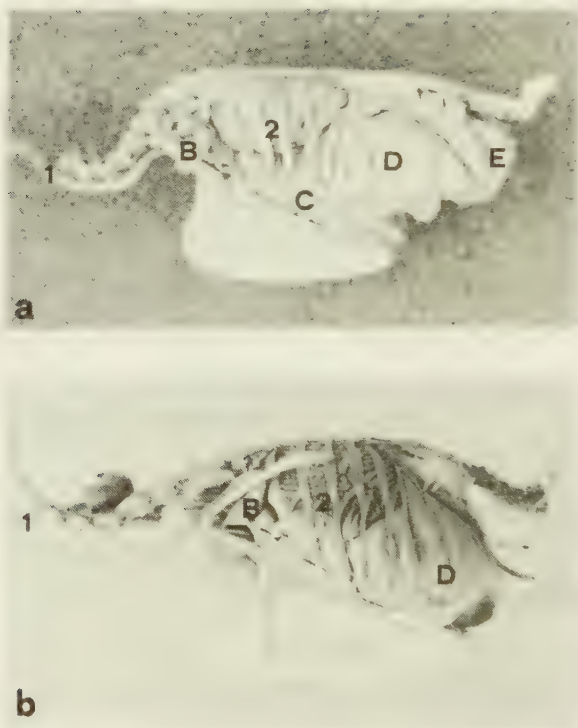


Abb. 3

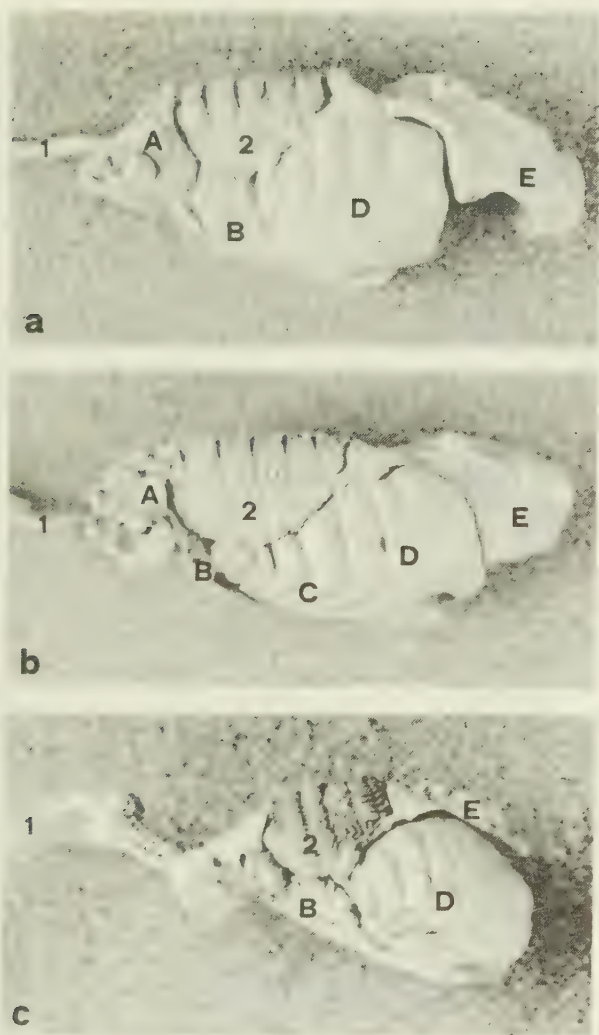


Abb. 4

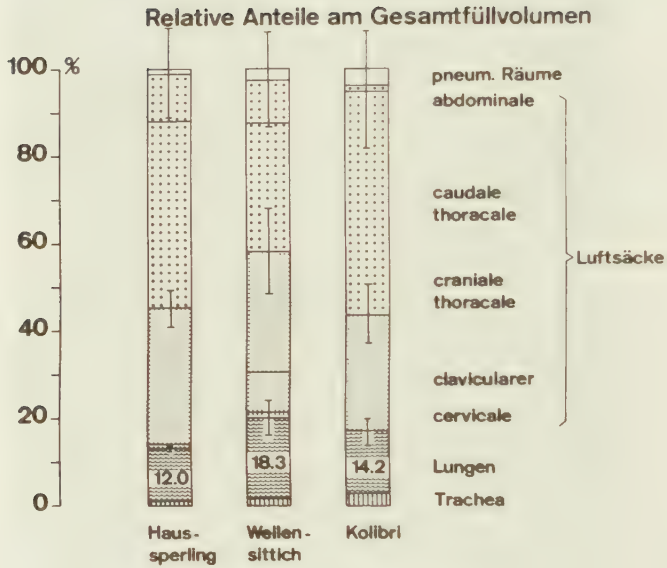


Abb. 5

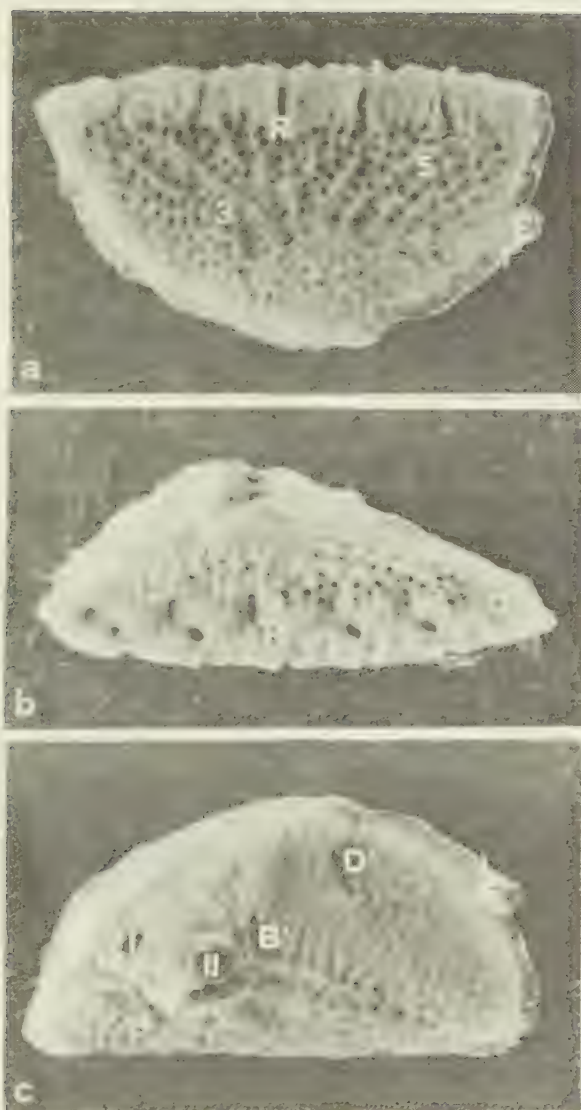


Abb. 6

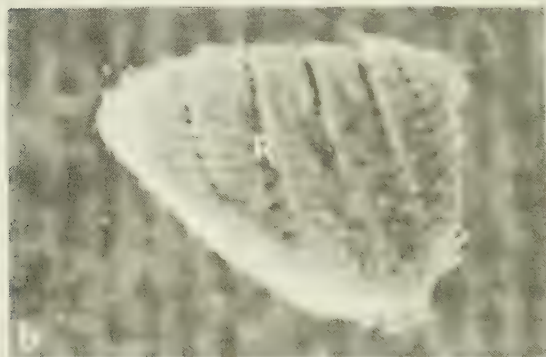
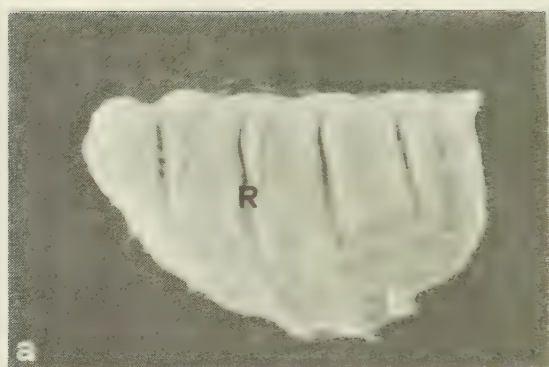


Abb. 7

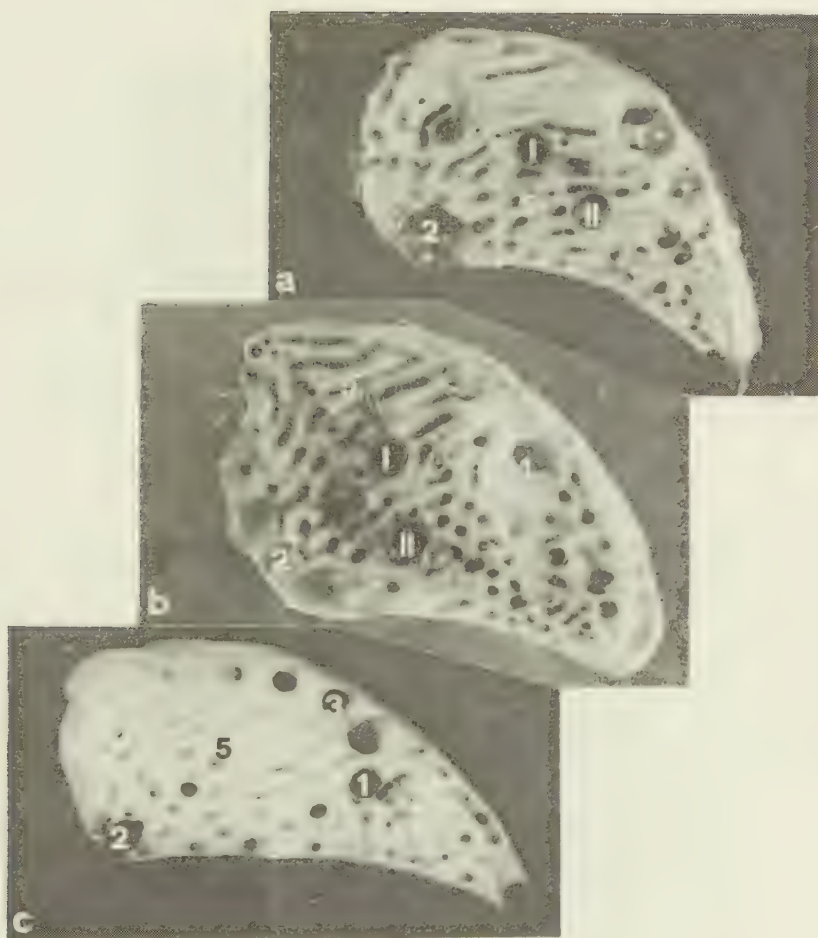


Abb. 8

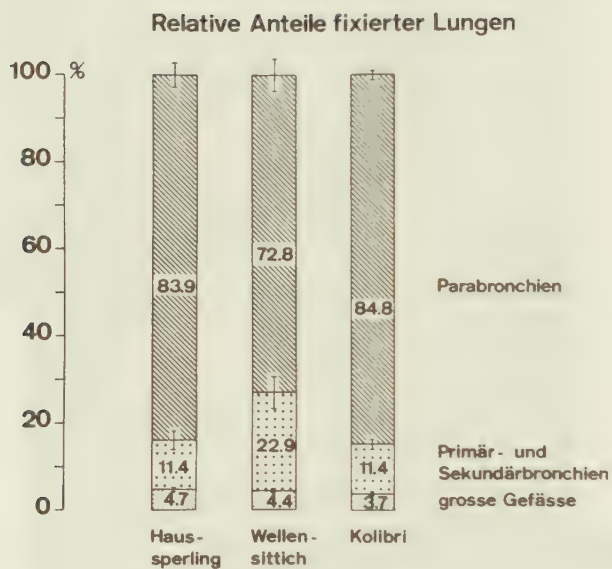


Abb. 9

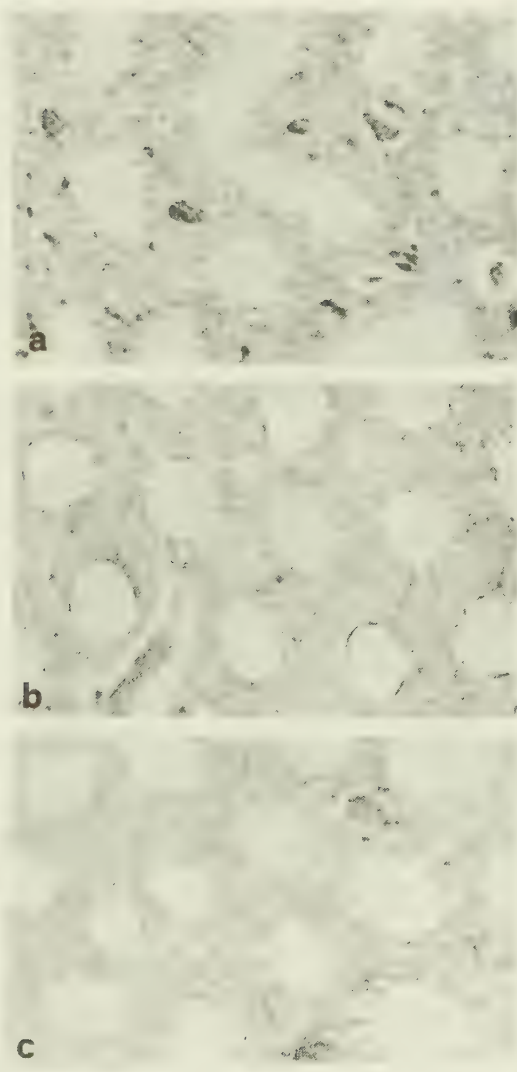


Abb. 10

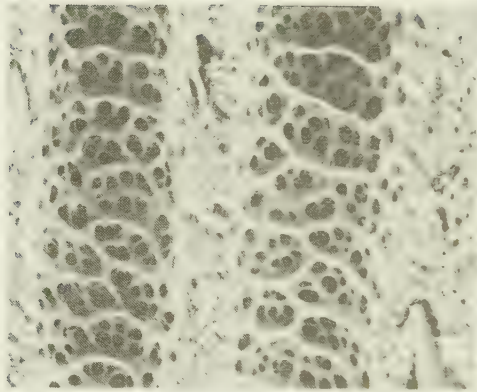


Abb. 11

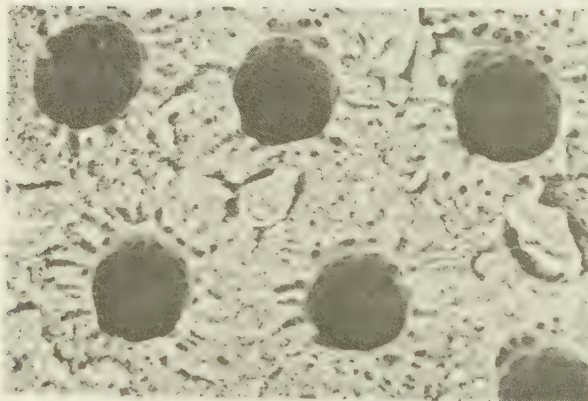


Abb. 12

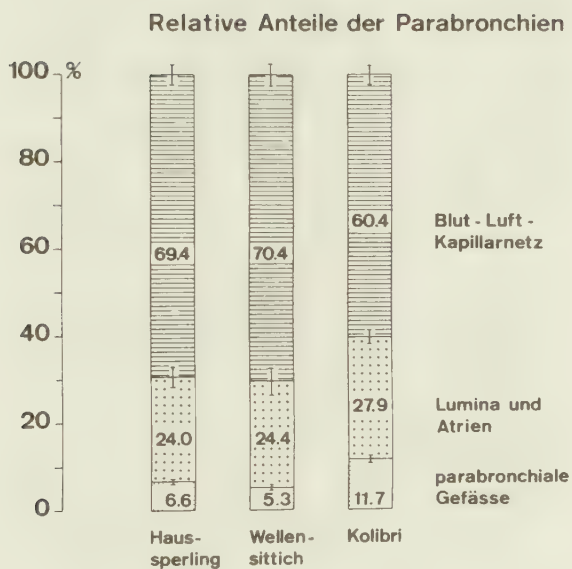


Abb. 13

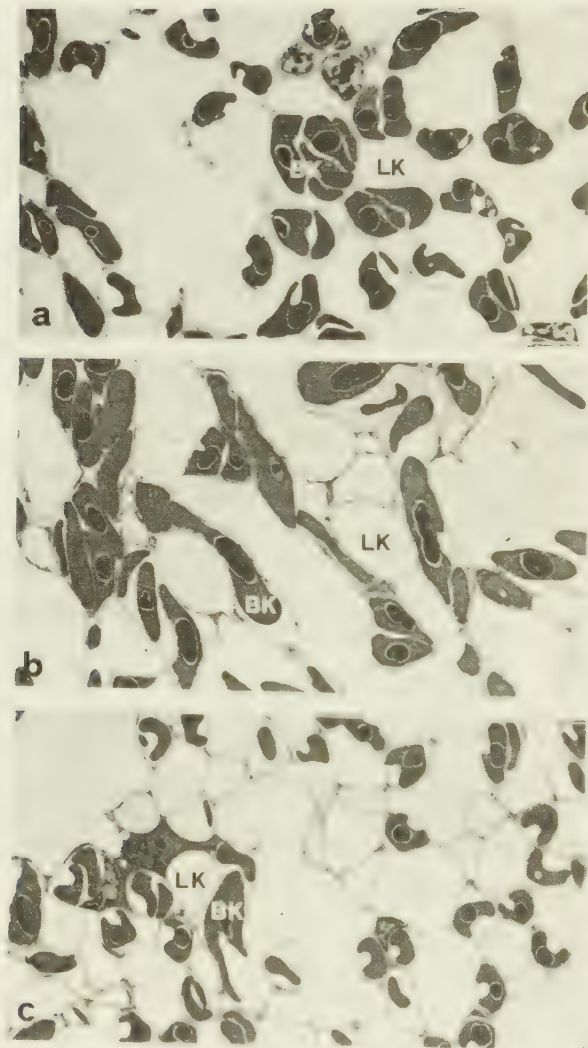


Abb. 14

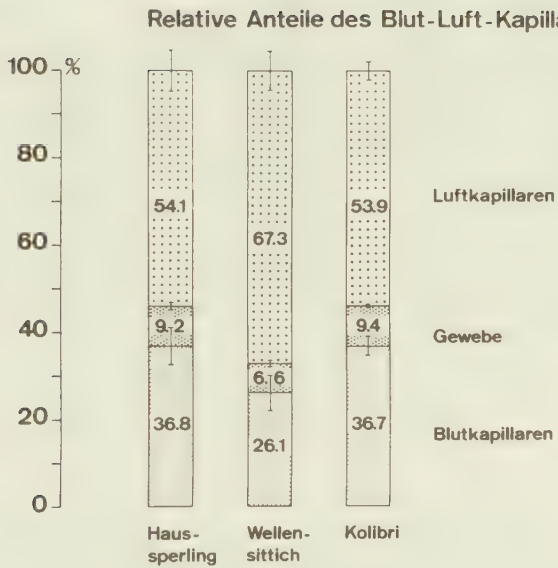


Abb. 15

Relative Volumina des gesamten Lungenvolumens

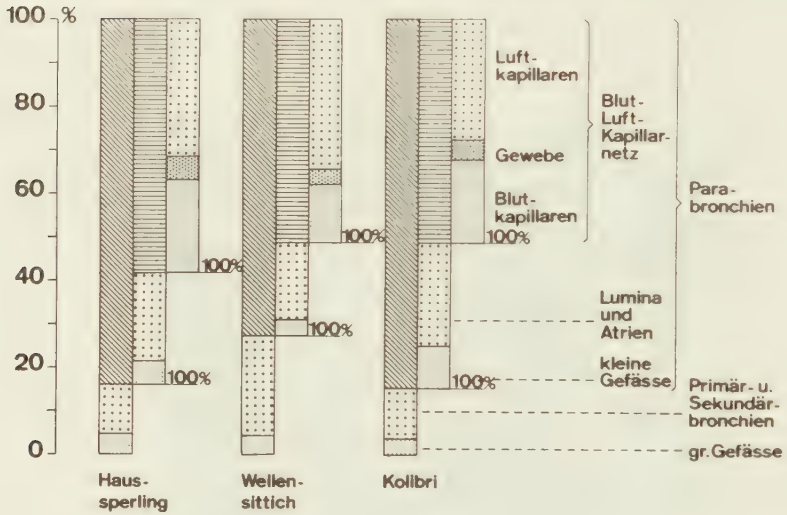


Abb. 16

Relative Volumina des gesamten Lungenvolumens

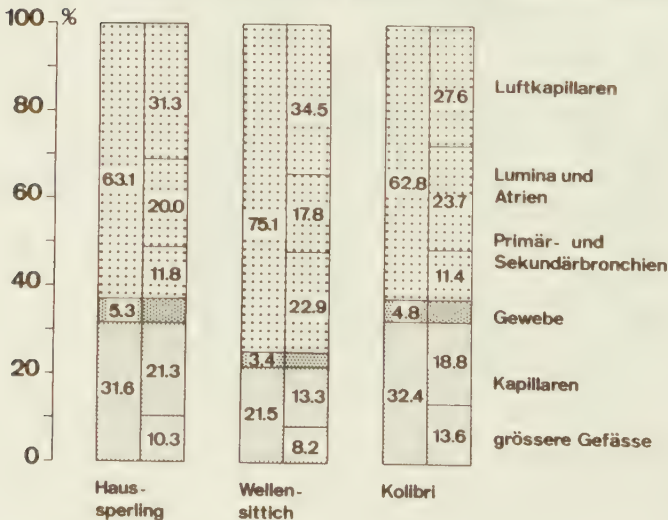


Abb. 17

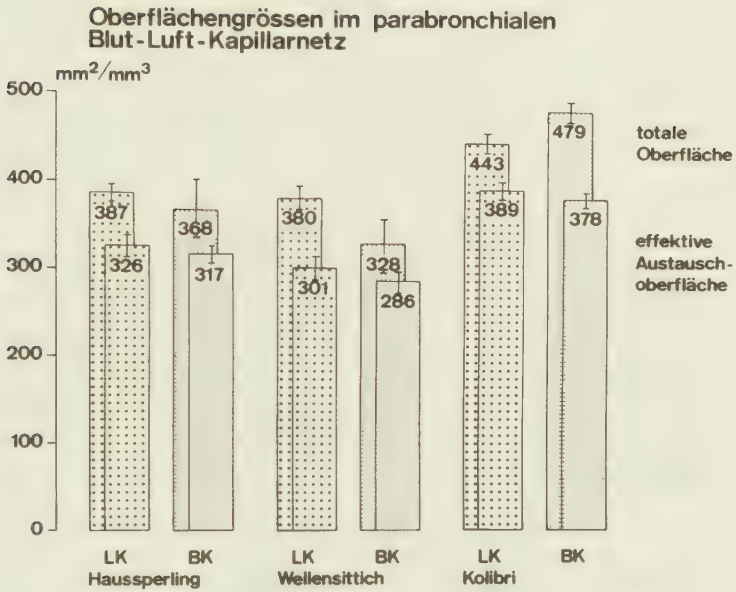


Abb. 18

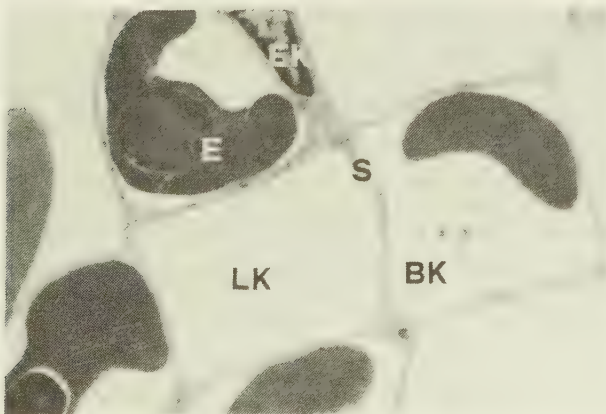


Abb. 19

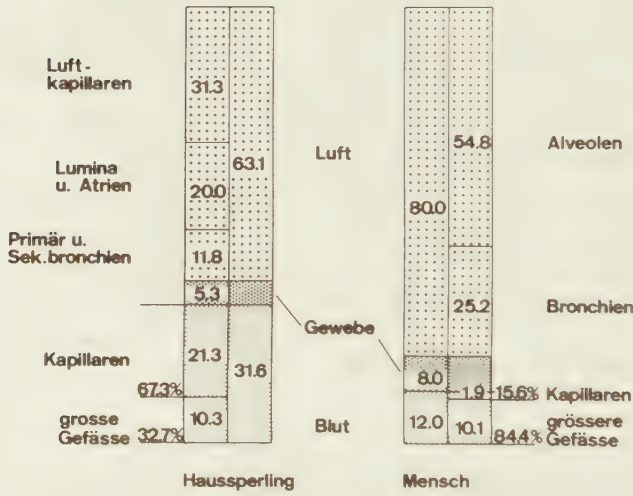


Abb. 20

Lebenslauf

Am 21. 12. 1952 wurde ich, Martina Brigitte Dubach, als Tochter des Peter Dubach und der Hedwig Dubach, geb. Wettstein, in Zürich geboren. Ich bin Bürgerin von Luzern.

Im Frühjahr 1966 trat ich nach dem Besuch von Primar- und Sekundarschule in die Kantonsschule Schaffhausen über, an der ich im Herbst 1971 mit der Maturitätsprüfung abschloß. Anschließend immatrikulierte ich mich zum Wintersemester 1971/72 an der Philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. Im Sommer 1976 schloß ich mein Studium der Biologie mit dem Diplom als Naturwissenschaftler mit Hauptfach Zoologie ab. Ich hatte bereits während meiner Diplomarbeit mehrfach Gelegenheit, bei Prof. Dr. Dr. H.-R. Duncker am Zentrum für Anatomie und Cytophysiologie der Justus-Liebig-Universität Gießen, anstehende Probleme zu diskutieren und meine Kenntnisse zu vertiefen.

Im Januar 1977 begann ich meine Doktorarbeit mit einem zweijährigen Auslandsaufenthalt in Gießen bei Prof. Duncker. Vom Oktober 1977 bis Juli 1978 war ich Stipendiatin des Deutschen Akademischen Austauschdienstes. Im Anschluß daran wurde ich vom Klinikum der Universität Gießen bis zum Jahresende als wissenschaftliche Hilfskraft eingestellt. Seit Februar 1979 bin ich halbtags als Assistentin am Zoologischen Institut der Universität Zürich tätig.

Die Diplomarbeit und die Dissertation entstanden beide unter der Leitung der Professoren Dr. V. Ziswiler und Dr. Dr. H.-R. Duncker.

Während meines Studiums besuchte ich Vorlesungen, Uebungen und Praktika bei den folgenden Dozenten:

R. Bachofen, E. Batschelet, J. Biegert, H. Burla, P. S. Chen, C. Claude, C.D.K. Cook, H.G. Goldscheider, H. Hediger, H.-R. Hohl, E. Jungen-Hauschteck, F. Knüsel, St. Kubik, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, H. Lutz, R. Nöthiger, H. Oswald, D. Rast, O. Rohweder, W. Scheffrahn, H. Schmid, V. Schmid, W. Schmid, P. Tardent, E. Thomas, H. Wanner, R. Wehner, V. Ziswiler.

